Ernst HAECKEL – Ein Plädoyer für die wirbellosen Tiere und die biologische Systematik

E. AESCHT

Stapfia 56, zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums, Neue Folge Nr. 131 (1998), 19-84

Abstract

Ernst HAECKEL – an Appeal for the Invertebrates and the Biological Systematics.

At the end of the 20th century it is – like in the middle of the 19th century – a frequent practice to regard biological systematics as outdated. Ernst HAECKEL (1834-1919) likewise had other priorities, namely the search for phylogenetic (genealogical) relationships, however he has created about 2000 genus names and has described more than 3500 species of mainly radiolarians, calcareans, scyphozoans, cubozoans, and siphonophorans. After DARWIN'S "Origin of species" of 1859 he has therefore been one of the first scientists applying the gradual transformation of species and the newly discovered criterion for biological classification, the common ancestry, to various taxa of animals on key positions of the evolution. The present paper gives some background information on HAECKEL'S (and others) attempts to dissolve systematics into phylogenetics and shortly describes the state of knowledge concerning his preferred groups of single-celled protists (Protozoa), sponges (Porifera) and cnidarians (Cnidaria) about 100 years later. It is shown that the re-interpretation of static morphological characters and overall similarity for descent is limited and requires methods of its own embracing e. g. ualitative novelties (apomorphies) instead of possible convergent resemblance or common ancestral (plesiomorphic) characters. The inventory and reconstruction of phylogeny, particularly those of invertebrates, are far from a preliminary end. Biological systematics thus represents an important research field otherwise evolution and protection of biological diversity (biodiversity for short) remains an unresolved enigma of natural science.

1 Einleitung

Ende des 20. Jahrhunderts „besteht über Ziele und Grundlagen der biologischen Systematik selbst bei vielen Biologen eine mitunter sehr gepflegte Unkenntnis, mit der Konsequenz, daß die Systematik (oder Taxonomie) weithin als überholt und überflüssig angesehen wird. In einer Zeit des zunehmenden Interesses an der Ökologie, ‚die ihrerseits auf taxonomische Grundlagenforschung zwingend angewiesen ist', wird der notwendigen Kenntnis der vielfältigen Organismenarten und den übrigen Belangen der Biologischen Systematik im Unterricht an den höheren Schulen und in der Lehre an den meisten Universitäten kaum ausreichend Beachtung geschenkt" (WEBERLING & STÜTZEL 1993: VII). Ob diese Situation zutrifft und eventuell sogar gerechtfertigt ist, soll anhand einer kurzen Geschichte des differenzierenden und ordnenden Denkens sowie am Beispiel von drei interessanten Tiergruppen an Schlüsselstellen der Evolution, den einzelligen Strahlentierchen (Radiolarien), den Schwämmen (Porifera) und den Nesseltieren (Cnidaria), beleuchtet werden.

Der Begriff Taxonomie mag fremd klingen, ist aber sehr alt und wurde von A. P. de CANDOLLE (1813) zum ersten Mal verwendet; v. a. im angelsächsischen Bereich wird er häufig deckungsgleich (synonym) mit dem Terminus Systematik gebraucht. Die **Taxonomie** ist die Theorie und Praxis der Klassifikation, während **Systematik** die Mannigfaltigkeit von Organismen sowie alle Beziehungen und Verwandtschaften zwischen ihnen erforscht (SIMPSON 1961; MAYR 1975; MAYR & ASHLOCK 1991; MINELLI 1993). Systematik ist der umfassende Begriff und schließt den Begriff der Taxonomie ein. Beide Begriffe fehlen in einem ersten umfassenden Versuch der Systematisierung der biologischen Wissenschaften, den Ernst HAECKEL 1866 unternahm; dies scheint paradox, so als würde er alle Bestrebungen älterer Naturforscher, vor allem jene von Carl LINNAEUS (1707-1778, seit 1762 von LINNÉ), unberücksichtigt lassen. Als Begründung nannte er, daß sich „nur dadurch... die Kunst der Formbeschreibung zur Wissenschaft der Formenkenntniss [erhebt], dass der gesetzmässige Zusammenhang in der Fülle der einzelnen Erscheinungen gefunden wird"[1] (HAECKEL 1866a: 5). Dies spricht wohl all jenen aus der Seele, für die im Vordergrund steht, daß in der Systematik scheinbar nur ein System das andere abgelöst hat, ohne daß ein einheitliches, allgemeingültiges Ergebnis erzielt worden wäre, geschweige denn absehbar ist. HAECKEL versuchte jedoch als einer der ersten Zoologen bewußt den Rahmen der klassischen (LINNÉschen) Systematik zu sprengen, indem er viele andere Aspekte, vor allem die Individualentwicklung (Ontogenese oder Ontogenie[2]) einbezog und die Zoologie einmal vom Sachgebiet her (Allgemeine Zoologie) und zum anderen von der Tiergruppe her (Spezielle Zoologie) betrachtete. Unter Spezieller Zoologie versteht man in bestimmten Fachkreisen auch heute die Wissenschaft von der Vielgestaltigkeit der Tiere oder die Wissenschaft von den Tieren unter systematischen Gesichtspunkten (z. B. GRUNER 1993; WESTHEIDE & RIEGER 1996). Spezielle Zoologie ist demnach Systematik im weiteren Sinn und Taxonomie die Systematik im engeren Sinne. Als **Klassifikation** bezeichnet man einmal das Ergebnis taxonomischer Arbeit, also das System oder eben die Klassifikation einer bestimmten Tiergruppe. Aber auch der Vorgang selbst, das Einordnen von Tieren in Gruppen oder Reihen, wird Klassifikation genannt.

Obwohl HAECKEL (1866a: 39, 40) „systematische Kleinigkeitskrämerei" und „Speciesfabrikation" polemisch bekämpfte und die Artunterscheidung als „ganz untergeordnete Aufgabe" betrachtete, hat er in seiner Laufbahn mehr neue wissenschaftliche Namen geschaffen als die meisten Naturforscher vor und nach ihm, nämlich allein an die 2000 Gattungsnamen und hunderte Namen für höhere Kategorien, beschrieben hat er nach seinen eigenen Zählungen mehr als 3500 neue Arten. Die Motivation für seinen Forscherdrang und die Hauptziele dabei faßt HAECKEL (1916: 5f.) 82jährig treffend selber zusammen: „Während ich in diesen größeren und zahlreichen kleineren Schriften fünfzig Jahre hindurch den Neubau der Phylogenie[3] immer sicherer und brauchbarer auszugestalten bestrebt war, versuchte ich gleichzeitig, ihr durch spezielle systematische Bearbeitung einzelner größerer Tiergruppen ein festes dauerndes Fundament zu geben. Zu diesem Zwecke habe ich viele Jahre hindurch mehrere Tierklassen, die ein besonderes morphologisches Interesse besitzen, eingehend studiert und durch vollständige Benutzung der betreffenden Literatur, sowie durch umfassende Beobachtungen ein möglichst vollständiges Bild von ihrer Organisation und Entwicklung, ihrer systematischen Gliederung und Verwandtschaft zu gewinnen gesucht. So entstanden im Laufe von 33 Jahren (1856-1889) vier umfangreiche Monographien: I. die Radiolarien (1856-1887), II. die Calcispongien (1867-1872), III. die Medusen (1864-1882) und IV. die Siphonophoren (1866-1888). Der Wert einer solchen kompleten Monographie, wenn sie möglichst sorgfältig und gewissenhaft durchgeführt ist, beruht darauf, daß sie eine vollständige Darstellung aller gesammelten Kenntnisse zu einem bestimmten Zeitpunkte gibt und daher allen nachfolgenden Forschern als sichere Basis und als Ausgangspunkt weiterer Untersuchungen dienen kann. ... Eine solche phyletische Monographie, welche in der wahren Stammesverwandtschaft der zusammengehörigen Formen die natürlich Basis für ihre Klassifikation erblickt, hat einen viel

höheren intellektuellen Wert als eine gewöhnliche rein deskriptive Monographie".

Von welchen praktischen und theoretischen Voraussetzungen HAECKEL bei seiner wissenschaftlichen Arbeit ausging und wie der Stand der Forschungen hundert Jahre später ist, speziell was die von ihm untersuchten Tiergruppen betrifft, versucht dieser Beitrag herauszuarbeiten.

2 Die statische Ordnung der Lebewesen

Benennen und Klassifizieren gehören zu den Hauptfunktionen der Sprache. Nachgewiesen sind Bemühungen um eine Ordnung der Lebewesen seit der Antike. ARISTOTELES (384-322 v. Chr.) kannte über 500 Tierarten und ordnete sie nach dem Grad ihrer „Perfektion" in einem Stufenleitersystem (scala natura), das von den „niederen Tieren" zu den „höheren" führte (vgl. AX 1985). Seit damals behielten die aristotelischen Kategorien oder 5 Grundbegriffe (Universalien) zum Ordnen der Dingwelt ihre Bedeutung für die Pflanzen- und Tiersystematik. Die Begriffe Genus und Species (Gattung und Art), differentia (Unterschied), proprium (Eigentümlichkeit) und accidens (Zufälligkeit) enthielten die Kriterien zur Gruppierung der Einzelwesen (species) unter allgemeine Begriffe (genus). Mit seinem empirischen Vorgehen, das die Erkenntnis der konkreten Welt als Ausgangspunkt nahm, stand ARISTOTELES im Gegensatz zu PLATON, der in seiner Ideenlehre, Wesen und Konkretes völlig voneinander getrennt hatte. Die platonische Anschauung der Idee, des Typus und die aristotelische Begriffspyramide von Ober- und Unterbegriff Gattung (genus) und Art (eidos) waren für die geschichtliche Entwicklung der Biologie zweifellos von großer Bedeutung. Beispielsweise suchte GOETHE nach dem „Urtyp" der Tiere und vor allem nach der „Urpflanze", die er zunächst als wirkliche Pflanze auf seiner Italienreise zu finden hoffte. Nachdem seine Suche erfolglos geblieben war, bedeutete die Urpflanze für ihn Symbol, Idee, Typ der Pflanze. Auch Richard OWEN (1804-1892) suchte, sich auf PLATON berufend, nach der „ursprünglichen Idee", die er „Archetypus" nannte (ZIMMERMANN 1953; SCHMITT 1986). Von PLATON stammt das Prinzip der Fülle mit dem Lehrsatz von der vollständigen Verwirklichung alles gedanklich Möglichen in dieser Welt, während auf ARISTOTELES das Prinzip der Kontinuität zurückgeht; seine Definition des Kontinuums lautet: „Man nennt etwas kontinuierlich, wenn die Grenze von zweien, wo sie sich berühren und sich aneinander schließen, völlig zusammenfällt" (zit. n. LOVEJOY 1993: 73f.). Die Natur verweigert sich jedoch unserem Wunsch nach klaren Grenzziehungen (vgl. Kap. 7.2).

Unterschiede zwischen alten und neuen Systemen sind lediglich durch die Wahl des Ordnungsprinzips bedingt. Oft wurde nach der Nützlichkeit für die menschliche Ernährung und die Heilmittelkunde klassifiziert; Conrad GESSNER (1516-1565) ordnete in seiner „Historiae Animalium" die Arten alphabetisch, wie es in vielen Kräuterbüchern üblich war. Später wurde vorwiegend nach äußerlichen Ähnlichkeiten gruppiert. Unter den zahllosen aufgestellten Systemen sind die sogenannten „Stufenleitern" (scala naturae) besonders wichtig, weil sie das Bild vom Stammbaum nachhaltig beeinflußt haben. In den „Stufenleitern" wurden alle unbelebten und belebten Naturkörper (Mineralien – Pflanzen – Tiere) in aufsteigender Folge lückenlos und linear angeordnet (USCHMANN 1967). Im Mittelalter errichtete man Stufenfolgen, die über den Menschen hinaus einschließlich der Engel und Gottes das ganze Universum umfaßten. Angeregt durch das „Kontinuitätsgesetz" des Philosophen LEIBNIZ („Die Natur macht keine Sprünge", „Kette der Wesen") wurden besonders im 18. Jahrhunderts zahlreiche neue Stufenleitern entworfen, wobei jedoch bereits Zweifel an der Berechtigung der linearen Anordnung auftauchten.

Die Erforschung und Kolonialisierung ferner Länder durch die europäischen Handelsnationen offenbarte eine immense Vielfalt neu entdeckter Pflanzen und Tiere. Mit der raschen Zunahme der Sammlungsbestände steigerte sich auch das Bedürfnis nach Beschreibung und Übersicht. Nach seinen Anfängen bei den Botanikern Andrea CESALPINO (1519-1603), Joseph Pitton de TOURNE-

FORT (1656-1708) und John RAY (1627-1705), erreichte das Zeitalter der Klassifizierung seinen Höhepunkt in Carl LINNAEUS (1707-1778) (vgl. MAYR 1984). Dem schwedischen Botaniker ging es in erster Linie um die Übersichtlichkeit des Systems der damals bekannten rund 8500 Pflanzen- und 4200 Tierarten. Um diese zu erreichen, vernachlässigte er die unbedeutenden Varietäten als unvollkommene Manifestation der jeder Art eingeschlossenen Idee, führte die Kennzeichnung der Organismen durch einen zweiteiligen lateinischen Namen (binäre Nomenklatur) ein, vollzog eine straffe, hierarchische Gliederung des Systems (Arten, Gattungen, Ordnungen, Klassen), wählte leicht erkennbare Merkmale zum Unterscheiden der Gruppen und setzte die Konstanz der Arten voraus (vgl. SCHMITT 1986). Die Anordnung in einem überwiegend künstlichen System, bei dem Großgruppen durch **ein** Merkmal gekennzeichnet wurden, erleichterte die Aufgabe der Identifizierung beträchtlich. LINNÉS System bildete eine enkaptische Hierarchie, in der die höheren Kategorien die zugehörigen niederen einschließen, ohne eine Rangfolge zu unterlegen; dadurch stand es im Gegensatz zu den Stufenleiter-Systemen, die den Organismen oder zumindest den höheren Kategorien eine Rangfolge zuwies. Trotz seiner Bedeutung für die Systematik war das LINNEsche Schema teilweise ein Rückschritt, da er die Bedeutung der relativ großen Wirbeltiere für die Systematik noch weiter überbewertete und die Fülle der wirbellosen Arten in den Insekten und Vermes (Würmer) vereinigte. LINNÉ sah das Ziel der Systematik darin, die göttliche Weltordnung, die weder Zufall noch Notwendigkeit kennt, wiederzugeben und ein „natürliches System" als Spiegel dieses Schöpfungsplanes zu schaffen. Je nachdem, was als „natürlich" interpretiert wurde, entstanden bis Mitte des 19. Jahrhunderts unzählige Systeme und brachte die Systematik als reine Ordnungswissenschaft in Mißkredit.

Neben dem Streben nach Inventarisierung und Katalogisierung der Lebewesen hat stets die Frage nach dem bestimmenden **Wesen der Art** eine wichtige Rolle gespielt, wenngleich mit wechselnder Intensität (vgl. Kap. 6.1). Bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts wurde ein typologisches Artkonzept vertreten, wonach (1) Arten aus ähnlichen Individuen bestehen, die dieselbe Essenz (eidos bei PLATO) gemeinsam haben; (2) jede Art von allen anderen durch eine scharfe Diskontinuität getrennt ist; (3) jede Art in der Zeit konstant ist und (4) es strenge Grenzen für die mögliche Variation jeder einzelnen Art gibt (vgl. KRAUS & KUBITZKI 1982; MAYR 1984). Für das Entwicklungsproblem war dieser Artbegriff der abgegrenzten, diskreten, relativ stabilen und objektiv vorhandene Einheiten bedeutsam. Der gegenwärtig für viele biologische Richtungen (Pflanzen- und Tierzüchtung, Evolutionsforschung, Taxonomie, Biogeographie, Verhaltensbiologie) wichtige Begriff der Population, der Fortpflanzungsgemeinschaft, existiert eigentlich schon, seit die „Art" als Gruppe von Individuen definiert wurde, *die sich miteinander fruchtbar vermehren* (z. B. RAY, BUFFON und CUVIER). Damals war diese Definition eines der Argumente für Artkonstanz, da mit der Fortpflanzung erfahrungsgemäß die konstante Vererbung artspezifischer Merkmale verbunden war, woran Systematiker interessiert waren. Viele sahen im Artbegriff aber eher eine nützliche, aber künstliche Methode der Einteilung, die in der Natur keine Entsprechung hatte.

Der Übergang von den künstlichen Systemen zum natürlichen (phylogenetischen) System im heutigen Sinn vollzog sich an einem unscheinbaren Punkt, nämlich dort wo „species" (Art) nicht mehr als klassifikatorischer, sondern als biologischer Begriff verstanden wurde – als reale genealogische Verwandtschaft. Fungiert er als klassifikatorischer Begriff, so sind die unter ihm zusammengefaßten Individuen nach irgendwelchen, als wesentlich gesetzte, Merkmalen zu einer Art vereinigt, also nur subjektiv zusammengefaßt. Fungiert er dagegen als biologischer Begriff, so bilden die entsprechenden Individuen selbst aufgrund ihrer Lebensweise eine Art; der Begriff Art meint somit einen objektiven Zusammenhang unter Individuen. Die Zuordnung von Individuen zu Arten ist dann keine künstliche, aus diagnostischen Bedürfnissen eingeführte Etikettierung, sondern gedankliche Reproduktion ihrer Daseinsweise im Zusammenhang einer Art (LEFÈVRE 1984). Dieses völlig neue Artkonzept entwickelte sich ab 1750, die Sprengung des konstanten

Artbegriffs beruht im wesentlichen auf Jean-Babtiste de LAMARCK (1744-1829) und Charles DARWIN (1809-1882).

3 Die dynamische Ordnung der Lebewesen im 19. Jahrhundert

Im Sinne der schon aus der Antike überlieferten Auffassung, daß sich die Lebewesen in einer geradlinigen Folge (scala naturae) ordnen lassen, stellte LAMARCK (1809) ein lineares System der Arten auf, interpretierte es aber nicht statisch als bloßes Klassifikationsmittel, sondern dynamisch als eine geschichtliche Entwicklung. Und zwar nahm er einen inhärenten Drang der Organismen zur Vervollkommnung an: Durch Umweltveränderungen werden neue Bedürfnisse erzeugt, die die Lebewesen veranlassen, die bestimmten Organe stärker oder schwächer zu betätigen. Durch den Gebrauch oder Nicht-Gebrauch werden diese Organe mehr oder weniger stark ausgebildet. Diese erworbenen Eigenschaften werden auf die Nachkommen vererbt.

Neu an seiner Theorie der Arttransformation ist die Erkenntnis, daß die Verschiedenheit der Organismen nur erklärt werden kann, wenn man ein sehr hohes Alter der Erde voraussetzt, da er die Entwicklung der Arten als langsamen Vorgang begriff. Auch seine Annahme der Wandelbarkeit der Arten bedeutete eine Sprengung des ursprünglichen Artbegriffs. Die Schwächen lagen in der Begründung: LAMARCK hatte seine Theorie als Moment einer umfassenden Welterklärung konzipiert und zwar gemäß der deistischen Weltsysteme, die Natur als in sich geschlossenes und unveränderliches Ganzes begriffen, das sich als dynamisches Gleichgewichtssystem aus eigenen Kräften zu erhalten vermag. Sein Hauptprinzip ist eine den Lebewesen eigene Fähigkeit zur Höherentwicklung (ein zielgerichteter Willensakt, das Bedürfnis als Ursache der Organumbildung), die Artabwandlung aufgrund der Anpassung dagegen nur ein ergänzenden Nebenprinzip. Rezente Arten stammen deshalb nicht voneinander ab: Sie haben zwar alle „gleichartige" Vorfahren (die Entwicklung beginnt bei LAMARCK immer mit aus Urzeugung entstandenen Einzellern), aber keine „gemeinsamen" Vorfahren. Der Mensch gehört demnach zu den ältesten Arten, weil er am vollkommensten ist. Medusen würden zu den jüngsten gehören, weil sie erst wenig Zeit zur Umformung gehabt hätten.

DARWIN (1851-53) hatte sich eingehend mit den zeitgenössischen Tiersystemen befaßt und seine wenig bekannte Revision der Rankenfußkrebse (Cirripedia) war zweifellos eine wichtige praktische und theoretische Voraussetzung für sein epochales Werk „Origin of species..." (1859). Die Notwendigkeit und Mühen der taxonomischen Arbeit bringt er laut dem Biographen Irving STONE (1981: 431) sehr humorvoll zum Ausdruck: Dem Geologen Charles LYELL gegenüber erwähnt DARWIN, „ich habe mir nie vorgestellt, wie viele verschiedenen Cirripedia-Arten es auf Erden gibt. Ich nahm an, Hunderte. Aber Tausende? Sie alle zu sezieren und zu beschreiben wird mich Jahre meines Lebens kosten". Seiner Frau gestand er nach Fertigstellung der Revision: „Ich fühle mich unaussprechlich erleichtert, mit meinem letzten Rankenfüßer endlich fertig zu sein. Sollte ich noch zufällig auf einen stoßen, so werde ich mich einfach umdrehen und weggehen".

Mit DARWINS (1859) Evolutionstheorie entsteht die Biologie als potentiell theoretisch einheitliche, d. h. moderne Wissenschaft. Indem für DARWIN Formwandel und Anpassung untrennbar zusammenhingen, gelang es ihm, die gemeinsame Abstammung (Deszendenz) und die historische Veränderung der Arten aus den dem Prozeß innewohnenden Gesetzmäßigkeiten abzuleiten, ohne auf zielgerichtete oder jenseitige Triebkräfte Bezug zu nehmen. Seine Theorie war damit gleichzeitig ein Schlag gegen die aristotelische Kategorie der Zweckursachen und gegen die platonische Doktrin von den idealen Formen in der Natur. Somit hat DARWIN die Ablösung der statischen Welt des Schöpfungsglaubens durch die dynamische Welt der Evolution bewirkt. Bei HAECKEL fielen diese Gedankengänge auf fruchtbaren Boden, da er Schwierigkeiten bei der morphologischen Abgrenzung mancher Radiolarienformen aus eigener Erfahrung kannte (HAECKEL 1862). Nun war endlich ein schlüssiges Kriterium für die Gestaltähnlich-

keit natürlicher Gruppen gefunden, die gemeinsame Abstammung, und er ging sofort auf die Suche nach der genealogischen Verwandtschaft der Lebewesen. Der bloßen Ähnlichkeit in den künstlichen Systemen folgte die Homologie, die entwicklungsgeschichtlich gleiche Herkunft, als Ausdruck von Abstammung.

4
Ernst HAECKEL als phylogenetischer Systematiker

HAECKEL hatte einige persönliche Eigenschaften, die ihn zu einem Systematiker prädestinierten, nämlich eine exzellente Beobachtungsgabe, eine artistische Hand beim Zeichnen, ein hoch differenziertes morphologisches Problembewußtsein (vgl. Beitrag SCHALLER in diesem Band), einen systematischen Geist, eine kreative Sprache sowie Selbstdisziplin, Konsequenz und Geduld (zu den naturgemäß auch vorhandenen negativen Eigenschaften vgl. Kap. 7 sowie die Biographien von KRAUßE [1984, 1988]; USCHMANN [1984, 1985, 1986]; ERBEN [1990]). Vor allem die konsequente Arbeitsweise wird in einem Brief aus Messina deutlich: „Mein regulärer Lebenslauf in diesem kleinen behaglichen Winterquartier hat sich vorläufig zu folgender Zeiteinteilung gestaltet: sobald die erste Morgendämmerung den Hafen erhellt, klopft es an die Tür, und der Zoologische Leibmarinar, Domenico NINA, holt mich an den Kai hinunter und fährt mich in die Mitte des Hafens, wo ich zum Entsetzen der gesitteten Messinesen (die wie die Neapolitaner nur im Juli und August Bäder für möglich halten, und nicht mehr als 20 im Jahr!) mein kühles, erfrischendes Morgenbad in der tiefblauen, klaren Salzflut nehme. (NB. Da ich von Ende März an beinahe täglich ein Seebad genommen habe, wird deren Zahl in diesem Jahr bald 200 überstiegen haben, und allen Prophezeiungen zum Trotz bin ich dabei immer nur stärker, kräftiger und gesünder geworden!) Ich denke es noch den ganzen Winter durch fortzusetzen. Nach dem Seebad besuche ich den Fischmarkt, der sehr bequem grade unter meinem Fenster liegt, und springe dann meine 118 Stufen rasch wieder herauf. Während ich dann die Arbeit des Tages vorbereite, erscheint gewöhnlich um 8 Uhr der Kellner, Domenico ALTHEIMER (ein verdorbener bayrischer Mediziner, übrigens ein sehr guter Kerl) und bringt mir mein Frühstück, aus Milchkaffee, Butterbrot und zwei Eiern bestehend. Nachher springe ich meist eben noch einmal zum Fischmarkt hinunter, um zu sehen, ob inzwischen nichts Merkwürdiges noch angekommen ist, und fange dann an zu mikro-

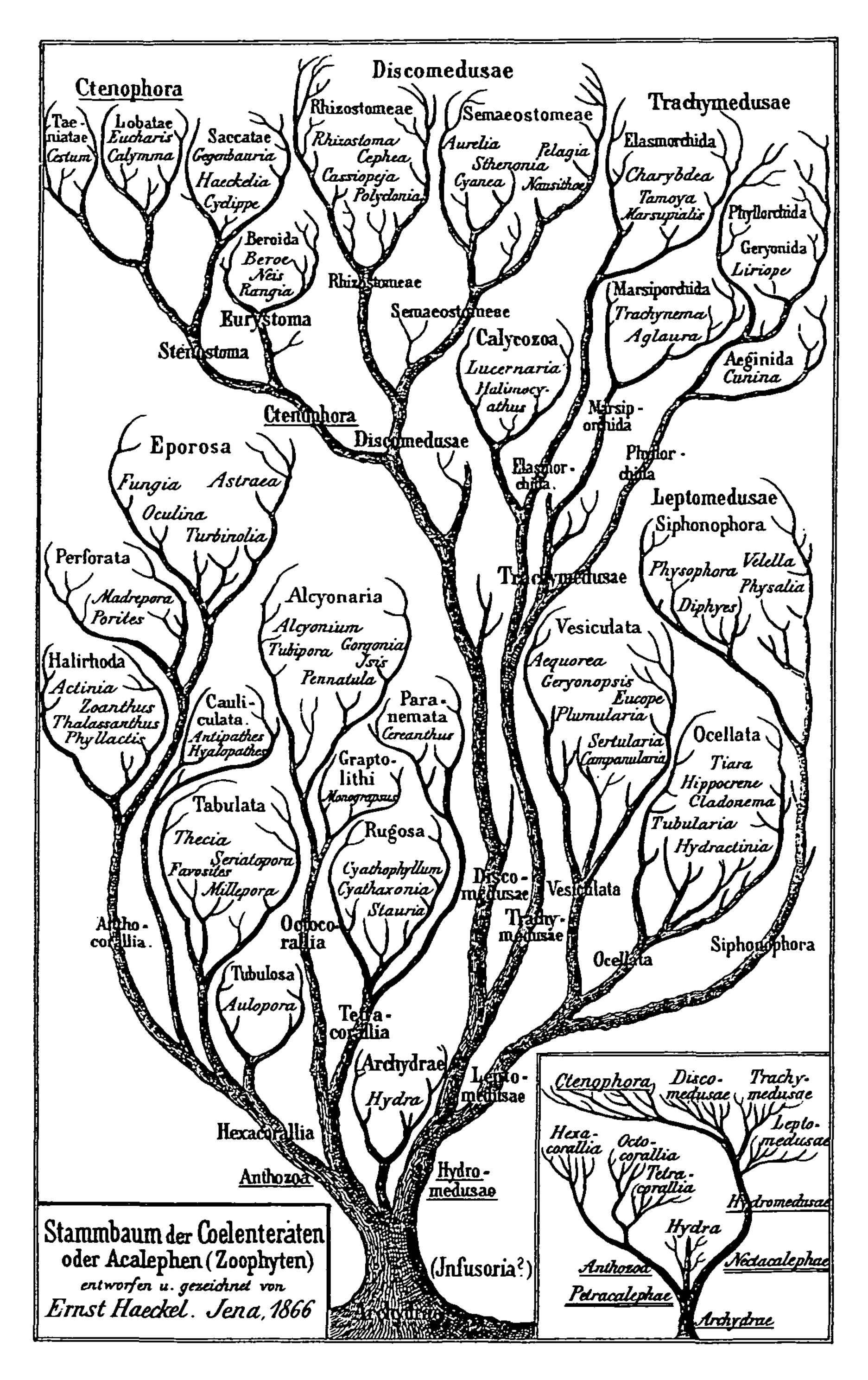


Abb. 1:
Stammbaum der Coelenteraten oder Hohltiere (aus HAECKEL 1866b: Taf. 3). Die Rippen- oder Kammquallen (Ctenophora, s. links oben) werden heute als eigener Tierstamm betrachtet.

skopieren, ununterbrochen bis 41/2-5 Uhr fortgesetzt und nur von den ab und zu erscheinenden Fischerjungen unterbrochen, die mir meine köstlichen Schätze bringen. Gegen 5 Uhr Nachmittag werde ich, meist zu früh, zum Mittagessen abgerufen, packe rasch die Mikroskope zusammen und begebe mich in das Zimmer Nr. 1, wo meine beiden Stubennachbarn, Dr. Edmund von BARTELS und der französische Gesandtschaftssekretär CLAVIER, sehnsüchtig auf mich warten.

Unsere Tafel ist, wenigstens in Anbetracht sizilianischer Zustände, leidlich gut: Suppe, Fisch, sogenannter Braten (eigentlich nur getrocknete Sehnen, Bänder und im günstigsten Fall Bindegewebe und Knochen!) und etwas Früchte, dazu saurer Rotwein und zum Schluß eine sehr gute Tasse schwarzen Kaffees, der als treffliches Anti-Boa sogleich wieder denk- und arbeitsfähig macht. Meist plaudern wir aber noch ein wenig, was, da die Konversation nur in französischer Sprache geführt wird, meiner großen Ungeschicklichkeit in letzterer bedeutend aufhilft. Oft gehe ich auch noch ein halbes Stündchen an den Kai hinunter und ergötze mich an dem Seeleuchten und dem Wellenplätschern, das mir immer ganz besondere Freude macht. Spätestens um 71/2 Uhr sitze ich dann wieder an meinem Schreibpult, wo ich die Arbeit des Tages nochmals durchgehe, die Notizen vervollständige und über die einschlagenden Fragen nachlese oder (wie heute abend) mich mit meinen Lieben in der Heimat unterhalte. Vor 12 Uhr komme ich nicht zu Bett, schlafe dann aber auch ganz trefflich" (HAECKEL 1921: 124f.).

HAECKEL (1866b: 323-364) setzt sich in seinem theoretischen Hauptwerk „Generelle Morphologie" sehr ausführlich mit dem Artbegriff auseinander, den er in einen morphologischen, physiologischen und genealogischen differenziert. Hinsichtlich dem morphologischen kommt er zu den folgenden Schlüssen: „Befriedigende Definitionen von dem Begriffe der Subspecies und Varietät existieren eben so wenig, als von dem der Species, und sie können auch in der That eben so wenig gegeben werden" (HAECKEL 1866b: 338) und „Die Unterscheidung der unendlich vielen verschiedenen Formen, welche unsere Erde beleben, durch verschiedene Namen ist ein nothwendiges praktisches Bedürfniss, und diese Speciesbildung ist verständig und gerechtfertigt, so lange man sich nur vergegenwärtigt, dass sie eine künstliche ist, und nur auf unvollständigen Kenntnissen beruht" (HAECKEL 1866b: 340). Auch die „physiologischen Verhältnisse ihrer Fortpflanzungsfähigkeit [jener der Bastarde, Rassen oder Varietäten] sind quantitativ, nicht qualitativ verschieden" (HAECKEL 1866b: 346). Seine genealogische Begriffsbestimmung besagt: „Die Species oder organische Art ist die Gesammtheit aller Zeugungskreise, welche unter gleichen Existenzbedingungen gleiche Formen besitzen" (HAECKEL 1866b: 353).

„Alle Thier- und Pflanzenformen, die wir als Species unterscheiden, besitzen ... nur eine relative zeitweilige Beständigkeit und die Varietäten sind beginnende Arten. Daher ist die Formengruppe der Art oder Species ebenso ein künstliches Product unseres analytischen Verstandes, wie die Gattung, Ordnung, Classe und jede andere Kategorie des Systems. Die Veränderung der Lebensbedingungen einerseits, der Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe andrerseits wirken beständig umbildend auf die Organismen ein; sie bewirken durch Anpassung eine allmähliche Umgestaltung der Formen, deren Grundzüge durch Vererbung von Generation zu Generation übertragen werden. Das ganze System der Thiere und Pflanzen ist also eigentlich ihr Stammbaum[4] und enthüllt uns die Verhältnisse ihrer natürlichen Blutsverwandtschaft" (HAECKEL 1882a: 40; Abb. 1). Gegen lineare Stufenleitern wendet er sich vehement (HAECKEL 1866b: 255f.): „Der gewöhnlichste Fehler, den man bei Untersuchung dieser systematischen Differenzirung begeht, liegt darin, dass man die verschiedenen coexistirenden Zweige des Stammbaums als subordinirte Glieder einer einzigen leiterförmigen Reihe betrachtet, während sie in der That coordinirte Zweige eines ramificirten Baues sind. Hierauf beruht z. B. der Irrthum der älteren Systematiker, welche die sämmtlichen Thiere oder Pflanzen in eine einzige Differenzirungs-Reihe zu ordnen trachteten. Statt also den Divergenz-Grad der verschiedenen Formen von der gemeinsamen Stammform zu messen, beschränkt man sich auf Messung des Unterschiedes, den sie voneinander haben".

„Als die einzige reale Kategorie des zoologischen und botanischen Systems können wir nur die grossen Hauptabteilungen des Thier- und Pflanzen-Reiches anerkennen, welche wir Stämme oder Phylen genannt und als genealogische Individuen dritter Ordnung erörtert haben. Jeder dieser Stämme ist nach unserer Ansicht in der That eine reale Einheit von vielen zusammengehörigen Formen, da es das materielle Band der Blutsverwandtschaft ist, welches sämmtliche Glieder eines jeden Stammes vereint umschlingt" (HAECKEL 1866b: 393). „Aus der kritischen Verknüpfung der drei großen, sich gegenseitig ergänzenden Schöpfungs-Urkunden (Paläontologie, Vergleichende Anatomie und Ontogenie) entspringt die neue Wissenschaft der Stammesgeschichte (Phylogenie, 1866). Sie sucht die Abstammungsverhältnisse der größeren und kleineren organischen Formengruppen hypothetisch zu erkennen und gründet auf deren Ordnung das natürliche System der Stämme, Klassen und Arten. Die hypothetischen Stammbäume (Phylema; Abb. 1), die deren einfachster Ausdruck darstellen, haben hohen heuristischen und praktischen Wert" (HAECKEL 1905: 6f.). „Die ganze Kunst der vergleichenden Morphologie (die man nur künstlich in vergleichende Anatomie und Systematik trennt) beruht also darauf, zu erkennen, ob die Aehnlichkeit, welche zwei ‚verwandte' Organismen verbindet, eine Homologie oder eine Analogie ist. Je mehr zwei verwandte Organismen gemeinsame Homologieen besitzen, desto enger sind sie verwandt..." (HAECKEL 1866b: 225). Noch 1906 betont HAECKEL, daß er von der „...kontinuierlichen Umbildung der organischen Formen (– nicht der ‚sprungweisen Mutation'! –) und von der ‚progressiven Vererbung' (– der erblichen Übertragung erworbender Eigenschaften –) ... fest überzeugt [ist]..." (HAECKEL 1906: 410).

HAECKEL hat – außer den im folgenden näher erläuterten Hauptgruppen – auch Ruderfußkrebse (HAECKEL 1864a), Amöben und Wimpertierchen unter den tierischen Einzellern (HAECKEL 1865a, 1868, 1870c, 1871a, b, 1873, 1894) und Stachelhäuter (HAECKEL 1896a, b) untersucht und viele auch heute noch gebräuchliche Namen für höhere Kategorien verschiedenster Tiergruppen geschaffen, z. B. Acrania (Schädellose), Heliozoa (Sonnentierchen), Hexacorallia (Sechsstrahlige Korallen), Nematoda (Fadenwürmer), Octocorallia (Achtstrahlige Korallen), Prosimiae (Halbaffen) und Metazoa (Vielzeller) (v. a. in HAECKEL 1862, 1866b, 1895, 1894, 1896c; s. auch die Beiträge CORLISS sowie SCHALLER in diesem Band). Einer seiner berühmtesten Gattungsnamen lautet *Pithecanthropus*, der Affenmensch (HAECKEL 1866b: CLX), der aber nach den Internationalen Nomenklaturregeln ungültig ist, weil er hypothetisch errichtet worden war (ICZN 1985).

5 Radiolarien-, Schwamm- und Medusenforschung bis Ende des 19. Jahrhunderts

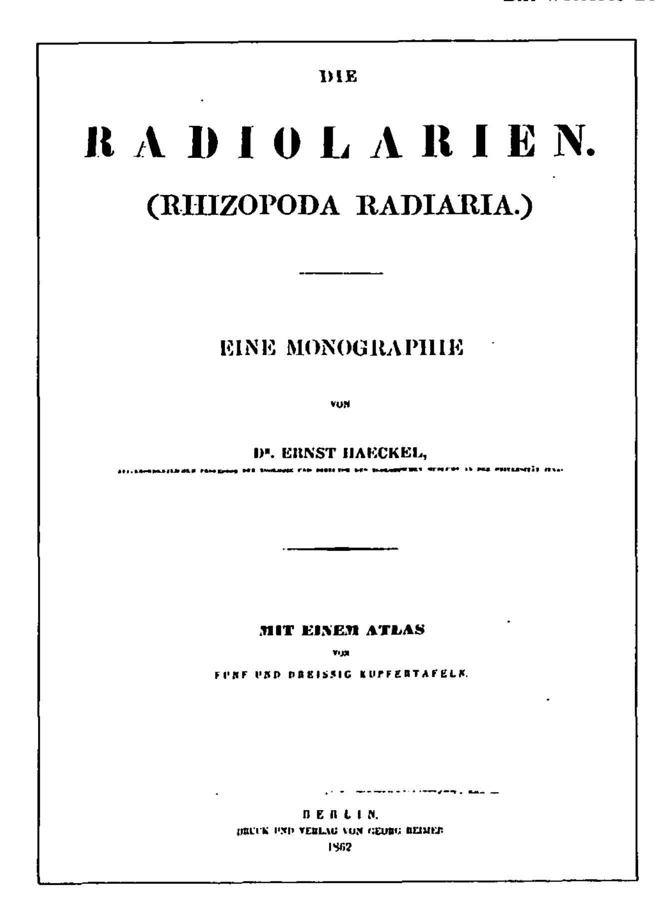
5.1 Die Strahlentierchen (Radiolarien)

> ***„Die Classe der Radiolarien steht einzig in der organischen Welt da durch zwei morphologische Auszeichnungen: sie übertrifft alle anderen Organismen-Classen einerseits durch die Mannichfaltigkeit [sic!], anderseits durch die mathematische Regelmässigkeit aller denkbaren geometrischen Grundformen, welche in dem zierlichen Kieselskelet dieser wunderbaren Protisten ihre reale Verkörperung finden."***
>
> ***(HAECKEL 1884b: 104f.)***

Mitte des 19. Jahrhunderts waren vor allem durch Johannes MÜLLER 50 rezente Arten in 20 Gattungen bekannt (MÜLLER 1855, 1858). Die Mannigfaltigkeit und Bedeutung der fossilen Formen für die Gesteinbildung hatte bereits Christian G. EHRENBERG (1838, 1839, 1847, 1854) erkannt. HAECKEL war durch seinen Lehrer MÜLLER für diese Tiergruppe, die „Orchideen des Meeres" (CACHON & CACHON 1978b), begeistert worden und versuchte nach dessen Tod (1858) die Kenntnisse darüber zu erweitern. Sein Forscherdrang und Enthusiasmus kommen bereits in wenigen Briefstellen zum Ausdruck (s. auch Beitrag LÖTSCH in diesem Band): „Denke Dir, heute habe ich bereits mein fünfzigstes neues

Tierchen entdeckt, ein reizendes Geschöpfchen mit zierlich gegittertem und mit 100 Strahlen besetzten Kieselpanzer, niedlich und fein wie alle die 49 anderen, die alle auch schon bereits getauft sind und den Namen Deines Schatzes, wenn auch nur auf der niedersten Stufe der Tierwelt, verewigen werden. Du kannst denken, daß das auch meiner Eitelkeit nicht wenig schmeichelt!" (Messina, 28. 1. 1860; HAECKEL 1921: 148).

Ein weiteres Briefzitat soll sein methodisches Vorgehen veranschaulichen: „Die Tierchen sind sämtlich fast (mit nur wenigen Ausnahmen) mikroskopisch klein, also dem unbewaffneten Auge unsichtbar oder höchstens als feinstes Pünktchen wahrnehmbar. An einen Fang derselben durch die Fischerknaben, die sonst die deutschen Zootomen immer mit dem reichsten Material versorgen, ist also nicht zu denken; will der Naturforscher die süße Beute erobern, so muß er selbst aufs Meer hinaus und sich von den holden Meergöttinnen die ersehnten Geschenke rauben. ...


DIE

RADIOLARIEN.

(RHIZOPODA RADIARIA.)

EINE MONOGRAPHIE

VON

DR. ERNST HAECKEL,

MIT EINEM ATLAS

VON

FÜNF UND DREISSIG KUPFERTAFELN.

BERLIN.
DRUCK UND VERLAG VON GEORG REIMER
1862

Abb. 2:
Titelblatt der Radiolarien-Monographie (HAECKEL 1862).

Die Radiolarien sind sämtlich ausschließlich pelagische Tiere, d. h. sie leben nur schwimmend auf der Oberfläche des tiefen Meeres, von der sie nur auf kurze Zeit schwinden, wenn heftige Wellenbewegungen und Sturm sie nötigt, sich in einige Tiefe herabzulassen. Dieser Umstand erleichtert ihren Fang sehr, ja macht ihn eigentlich allein möglich. Man fischt sie nämlich von der Oberfläche, von der sie jeden Quadratfuß zu Hunderten bedeckten, mittels des feinen Mullnetzes weg, eine Methode, die zuerst von Johannes MÜLLER[5] mit dem größten Glück zum Fang aller pelagischen Tiere in weitestem Umfang angewandt wurde und welche die überraschendsten Blicke in eine ganz neue Welt reichsten tierischen Lebens eröffnet hat. Während die Barke durch schwachen Ruderschlag langsam fortbewegt wird, hält man das Netz beständig halb eingetaucht und filtert so gleichsam eine große Menge Seewasser durch. Von Zeit zu Zeit wird dann das Netz herausgenommen, umgekehrt und der nach außen gewendete Innenteil ausgespült in dem mit Seewasser gefüllten Glas und Eimer, wo dann die in den Maschen hängengebliebenen feinsten Geschöpfchen wieder frei werden und zu Boden fallen. Dieser Bodensatz in den Gefäßen, von dem das überstehende geklärte Wasser nachher zu Hause abgegossen wird, ist nun eine ganz unerschöpfliche Quelle der reichsten und merkwürdigsten Naturgenüsse...

Zum Zeichnen bediene ich mich durchgängig der Camera lucida[6], da die Formen alle genau mathematisch bestimmt sind und also auch mit mathematischer Treue wiedergegeben werden müssen, besonders was die Größe der Winkel und das relative Verhältnis der einzelnen Teile betrifft. Viele Strukturverhältnisse sind so fein, daß sie nur mit Hilfe der stärksten Vergrößerungen und des schief durchfallenden Lichts erkannt werden können" (Messina, 29. 2. 1860; HAECKEL 1921: 160ff.).

Methodisch bedeutsam war auch, daß HAECKEL ab 1859 ein Mikroskop des italienischen Physikers Giovani Battista AMICI verwendete, das mit einem Wasserimmersionsobjektiv ausgerüstet war und somit eine wesentlich bessere Auflösung (Unterscheidbarkeit) der feinen Strukturen erlaubte (HAECKEL 1921: 135ff.). Eine nachahmenswerte Neuerung betrifft in seinen Veröffentlichungen der „Phaulographischen Anhang", nach HAECKEL (1887c: 149) ein „Verzeichniss der völlig werthlosen Litteratur, welche entweder nur längst bekannte Thatsachen, oder falsche Angaben enthält, und welche daher am besten ganz zu eliminieren ist". Jeder Taxonom wünscht sich wohl zuweilen eine solche Einrichtung.

1861 gibt HAECKEL in den „Monatsberichten der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin" erstmals Diagnosen von 188 Arten (HAECKEL 1861a, b), wobei die Beschreibungen jeweils sehr kurz ausfallen und die Unterschiede zwischen den Species

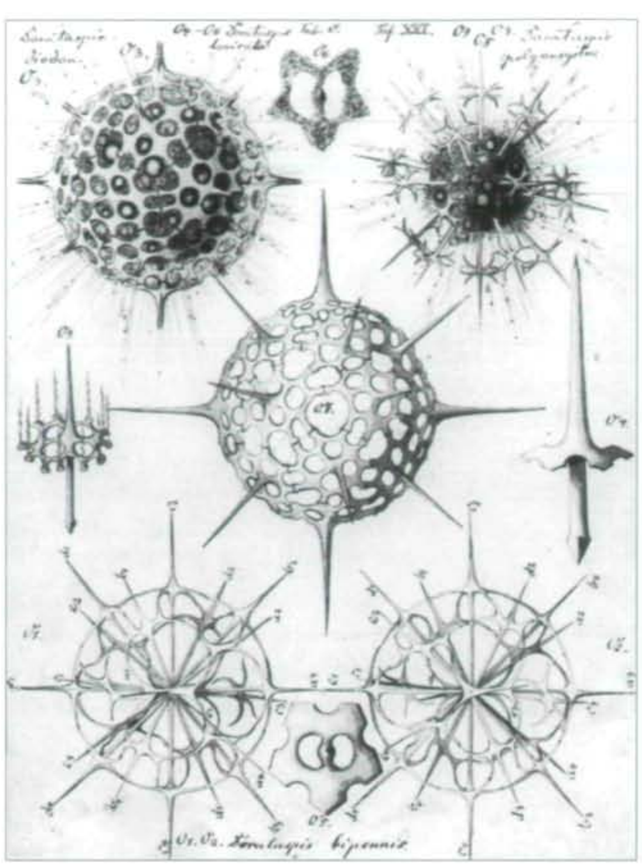


Abb. 3: Originalzeichnung von HAECKEL (Ernst-Haeckel-Haus; veröffentlicht 1862: Taf. 21).

nicht diskutiert werden. Abbildungen der Formen wurden von Herrn W. PETERS bei den zwei Sitzungen der Akademie vorgelegt, aber nicht abgedruckt. HAECKEL errichtet 45 neue Gattungen, wovon fast die Hälfte (22) monotypisch sind, also nur eine Species enthalten, was heute eine eher isolierte verwandtschaftliche Stellung ausdrücken würde. Übergangsformen werden als „Rotten“ kenntlich (HAECKEL 1861a: 798), das ist eine aus der Botanik entnommene ältere Rangstufe zwischen Gattung und Art unterhalb der Untergattung, später gebrauchte er diese nicht mehr. Am 4. März 1861 habilitierte er sich an der Medizinischen Fakultät der Universität Jena mit einer nur 16 Seiten umfassenden Arbeit „De Rhizopodum finibus et ordinibus“ (Über die Grenzen und Ordnungen der Rhizopoden), die im wesentlichen dem Abschnitt IV seiner späteren Radiolarien-Monographie (1862) entspricht. Aufgrund von Vorausexemplaren des „Allgemeinen Teils“ der Monographie erfolgte am 3. Juni 1862 die Ernennung zum außerordentlichen Professor für Zoologie (vgl. KRAUßE 1984: 42f.).

Bedeutung erlangte HAECKELS erste größere Arbeit „Die Radiolarien“, wohl weniger wegen der Beschreibung von 144 neuen Arten und 24 Gattungen, sondern der von dem Berliner Kupferstecher WAGENSCHIEBER meisterhaft ausgeführten 35 Bildtafeln sowie dem ersten schriftlichen Bekenntnis zu DARWIN und dessen 1859 erschienenem Werk „Origin of species...“ (HAECKEL 1862: 231f.; Abb. 2, 3). Darin weist HAECKEL (1862: 231) auf die „zahlreichen Übergangsformen“ hin, „welche die verschiedenen natürlichen Gruppen aufs Innigste verbinden und deren systematische Trennung zum Theil sehr erschweren“. Nach DI GREGORIO (1995) bediente sich HAECKEL in der Radiolarien-Monographie (HAECKEL 1862, Textband: 3, 13f., 69, 117) der Studien HUXLEYS über den Individuenbegriff im Tierreich und über den Generationswechsel, die HAECKEL in der Diskussion über Organ und Individuum

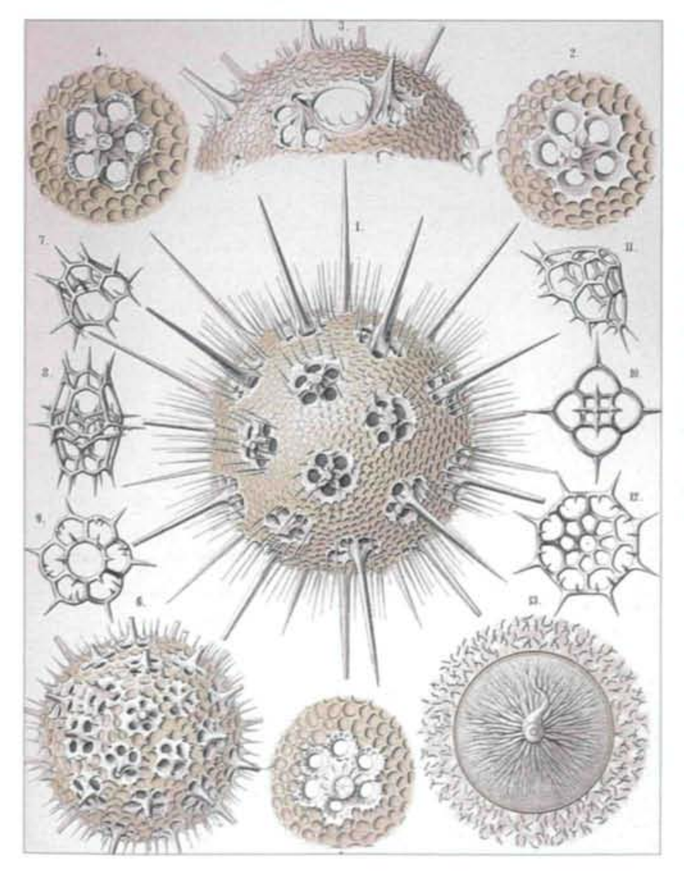


Abb. 4: Vertreter der Legion Phaeodaria, Ord. Phaeocystina und Phaeogromia, Fam. Cannorrhaphida und Circopordia. Bemerkenswert sind die Ehrungsnamen *Haeckeliana darwiniana* (1, 2) *H. goetheana* (3), *H. lamarckiana*. Die Gattung *Haeckeliana* hat John MURRAY 1879 errichtet, hier (HAECKEL 1887: Taf. 114) wurde der Name aber erstmals veröffentlicht.

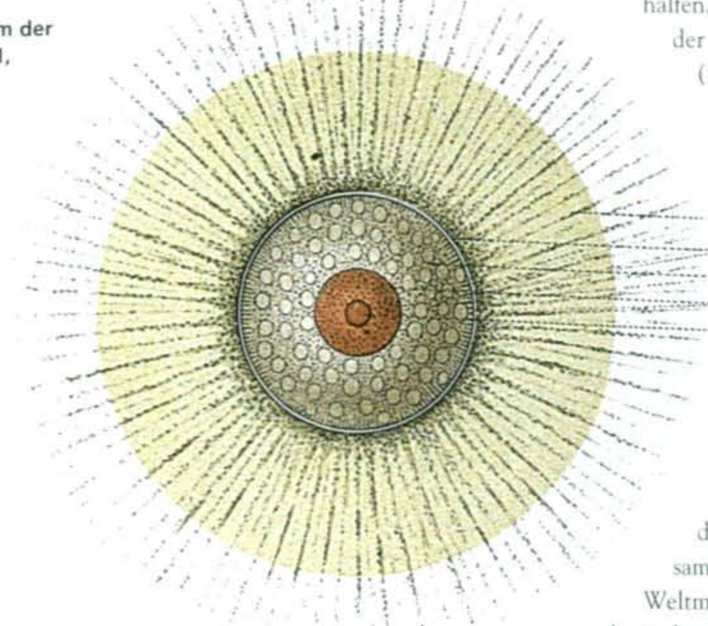


Abb. 5: *Actissa princeps*, die Stammform der Radiolarien (HAECKEL 1887: Taf. 1, Fig. 1).

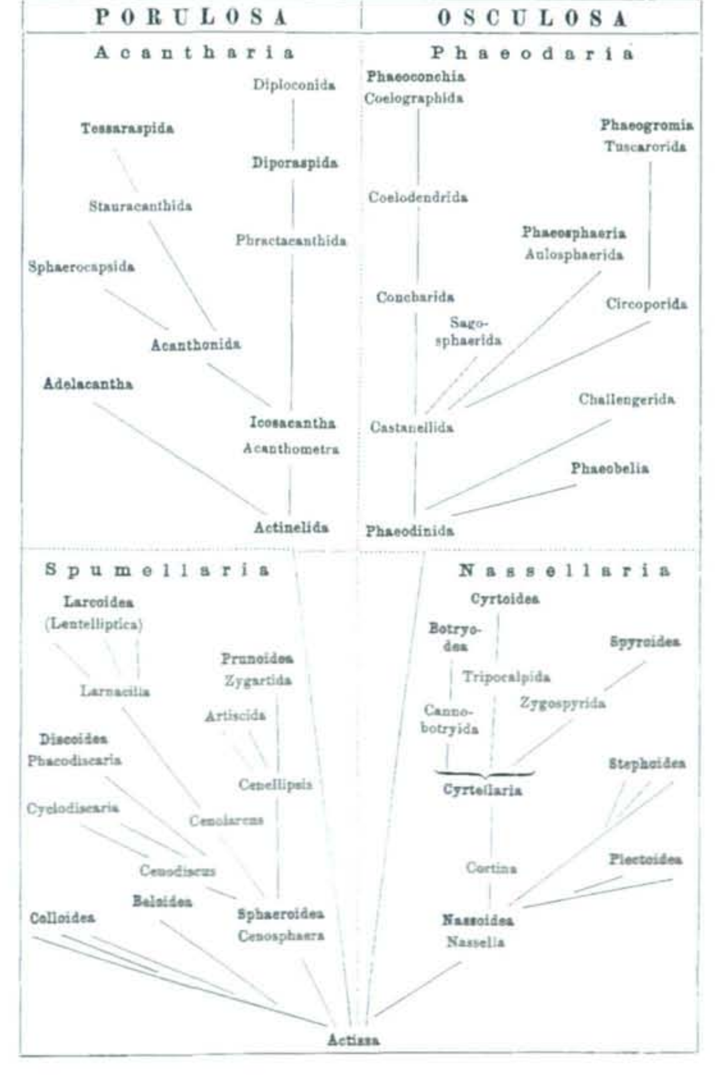


Abb. 6: Der letzte von HAECKEL (1894: 207) veröffentlichte Stammbaum der Radiolarien.

halfen, später eines der zentralen Themen der „Generellen Morphologie" (HAECKEL 1866a: 239-374; vgl. Kap. 7.1). Mit diesem Werk begründete er seinen wissenschaftlichen Ruhm und als Spezialist dieser Tiergruppe wird er mit der Bearbeitung des umfangreichen diesbezüglichen Materials der englischen Tiefsee-Expedition „Challenger" (1873-1876) betraut.

Mehr als zehn Jahre seines Lebens erforschte HAECKEL die Radiolarien der Challenger-Expedition, die in 168 Proben aus insgesamt 362 Beobachtungsstationen der Weltmeere zu finden waren; die mikroskopischen Präparate hatte Sir John MURRAY angefertigt. Der in Englisch verfaßte Text wurde 1887 als Teil I und II (CLXXXVII und 1803 Seiten Text sowie 140 Tafeln) gedruckt und enthält 3508 erstmalig beschriebene Arten (HAECKEL 1887a, b; Abb. 4). Zur selben Zeit erschienen in deutscher Sprache der zweite, dritte und vierte Teil der Radiolarien-Monographie (1887c, 1888a, b). Der zweite Teil enthält eine Zusammenfassung aller neuen Erkenntnisse zwischen 1862 und 1885 (heute würde man das als „Review" bezeichnen), Bestimmungsschlüssel bis zur Gattung und eine Liste aller bisher bekannten Radiolarientaxa, die sich auf 4 Legionen, 20 Ordnungen, 85 Familien, 739 Gattungen und 4318 Arten beliefen (HAECKEL 1887c). Beschreibungen von Arten sind in diesem Teil nicht enthalten, allerdings wurden die Species in den Tafellegenden als neu bezeichnet, was heute nicht mehr zulässig wäre (ICZN 1985), da durch die zweifache Veröffentlichung des Namens das Prinzip der Eindeutigkeit verletzt wird.

Neuerlich beschreibt er seine Arbeitsprinzipien (HAECKEL 1887c: XVIIf.): „Bei der Ausarbeitung des reich verzweigten Systems war ich bemüht, einerseits die besonderen Formen- und Größenverhältnisse der beobachteten Arten genau zu beschreiben, anderseits die Verwandtschafts-Verhältnisse der Gattungen und Familien übersichtlich darzulegen. Dabei suchte ich stets die phylogenetischen Ziele des natürlichen Systems mit den unentbehrlichen Eintheilungs-Formen der künstlichen Classifi-

§ 146. System der Radiolarien.

Legionen	Sublegionen	Character	Ordnungen
I. Spumellaria (Porulosa Peripylea) Zahllose Kapsel-Poren überall. Skelet kieselig, niemals centrogen.	I A. **Collodaria** Ohne Gitterschale	Kein Skelet Stückel-Skelet (viele einzelne Nadeln)	1. Colloidea 2. Beloidea
	I B. **Sphaerellaria** Mit Gitterschale	Schale kugelig Schale ellipsoid Schale discoidal Schale lentelliptisch	3. Sphaeroidea 4. Prunoidea 5. Discoidea 6. Larcoidea
II. Acantharia (Porulosa Actipylea) Zahlreiche Kapsel-Poren regelmässig vertheilt. Skelet acanthinig, centrogen.	II A. **Acanthometra** Ohne complete Gitterschale	Zahlreiche Stacheln 20 Stacheln, nach Icosacanth-Ordnung	7. Actinelida 8. Acanthonida
	II B. **Acanthophracta** Mit completer Gitterschale	20 Stacheln gleich (Schale kugelig) 2 Stacheln länger (Schale nicht kugelig, ellipsoid oder linsenförmig).	9. Sphaerophracta 10. Prunophracta
III. Nassellaria (Osculosa Monopylea) Osculum mit Porochora und Podoconus am Basal-Pol. Skelet kieselig, meist monaxon.	III A. **Plectellaria** Ohne complete Gitterschale	Kein Skelet Radiale Stacheln Ring-Skelet	11. Nassoidea 12. Plectoidea 13. Stephoidea
	III B. **Cyrtellaria** Mit geschlossener Gitterschale	Köpfchen mit einer Sagittal-Strictur Köpfchen mit mehreren Stricturen Köpfchen einfach, ohne Stricturen	14. Spyroidea 15. Botryodea 16. Cyrtoidea
IV. Phaeodaria (Osculosa Cannopylea) Osculum mit Astropyle und Rüssel am Basal-Pol. Skelet ein carbonisches Silicat, meist aus hohlen Röhren gebildet.	IV A. **Phaeocystina** Ohne Gitterschale	Kein Skelet Stückel-Skelet (einzelne Nadeln)	17. Phaeodinida 18. Phaeobelida
	IV B. **Phaeocoscina** Mit completer Gitterschale, oft aus hohlen Röhren zusammengesetzt	Gitterschale einfach (selten doppelt), meist kugelig, stets ohne Pylom Gitterschale monaxon, meist eiförmig, mit Pylom am Basal-Pol Gitterschale zweiklappig, muschelähnlich	19. Phaeosphaeria 20. Phaeogromia 21. Phaeoconchia

Abb. 7: Das System der Radiolarien (HAECKEL 1894: 206).

kation [sic!] möglichst in Einklang zu bringen. Indessen lege ich, als überzeugter Anhänger der Descendenz-Theorie, natürlich keinen Werth auf die absolute Geltung der Kategorien, welche ich als Legionen, Ordnungen, Familien, Gattungen u. s. w. unterschieden habe. Alle diese künstlichen Gruppenstufen des Systems haben für mich nur relative Bedeutung. Aus demselben Grunde lege ich auch kein Gewicht auf die Anerkennung aller einzelnen hier beschriebenen Arten; viele von ihnen sind vielleicht nur individuelle Entwickelungs-Stufen. Ihre Grenzen habe ich in ähnlichem Sinne, wie meine Vorgänger, bei einer mittleren Ausdehnung des Species-Begriffes subjectiv bemessen. Indessen wird man bei der systematischen Bearbeitung eines so ausgedehnten Stoffes immer Gefahr laufen, bei der Species-Bildung entweder zu Viel oder zu Wenig zu thun. Im Lichte der Descendenz-Theorie verliert diese Gefahr natürlich jede Bedeutung".

Parallel dazu erschienen kleinere Arbeiten, die, häufig im Text versteckt, ebenfalls neue Namen enthalten (HAECKEL 1865a, 1879a, b, 1882a, 1884a, 1886, 1891). Zum Teil werden Ergebnisse aus den Challenger-Untersuchungen vorweggenommen; so gibt HAECKEL bereits 1881 (gedruckt 1882a) lateinische Kurzdiagnosen von 630 Genera, die fehlerhaft (6 Namen tauchen als sog. Homonyme doppelt auf, aber mit verschiedenen Diagnosen) und voreilig sind, wie er später selber zugibt (HAECKEL 1887: 155). Neben den angeführten Gründen, spielte möglicherweise das Bestreben Prioritäten[7] zu sichern eine Rolle. Probleme mit der Eindeutigkeit und Stabilität der Tiernamen zeichneten sich in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts massiv ab, u. a. weil im Lauf der Zeit die Situation immer unübersichtlicher geworden war. Auch waren immer mehr Forscher erforderlich, um die Formenfülle zu bewältigen. Bedeutende Forschungen auf dem Gebiet der fossilen Radiolarien betrieben in der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts EHRENBERG (1872, 1875), ZITTEL (1876), RÜST (1885) und DUNIKOWKSI (1882) am Schafberg in Salzburg. An rezenten Radiolarien forschten CIENKOWSKY (1871), Richard HERTWIG (1879), BÜTSCHLI (1882a, b, 1889), BRANDT (1881) und MÖBIUS (1887). BÜTSCHLI (1889) beschwerte sich bitter, daß HAECKEL seine Arbeit von 1882 nicht berücksichtigte; so habe er beispielsweise festgestellt, daß HAECKEL für *Cenosphaera* EHRENBERG 1854 gleich drei Synonyme (*Helio-*, *Cyrtido-*, *Ceriosphaera*) errichtet hat. Im Gegensatz zu den Botanikern, die bereits 1867 weltweit einheitlich geregelte Vorschriften der Namensgebung (Nomenklatur) für Pflanzen festgelegt hatten, dauerte der Einigungsprozeß bei den Zoologen bis 1905.

Das wichtigste Bestimmungsmerkmal waren und sind häufig die Skelette. Zytologi-

sche und entwicklungsbiologische (ontogenetische) Merkmale konnten unter den Bedingungen der ozeanographischen Expeditionen des 19. Jahrhunderts (fixiertes Material) natürlich nicht berücksichtigt werden. Die Benennung der Formen beruht daher ausschließlich auf morphologischen Merkmalen, wie HAECKEL dabei vorgegangen ist, kann man an den tausenden Namen für die Challenger-Radiolarien gut erkennen:

HAECKEL betont zwar häufig die Variabilität der Merkmale, mit seinem differenzierenden, zugleich aber deszendenztheoretischen Ansatz, neigt er aber dazu, viele der Zwischenformen und Übergänge zu benennen. Die Ähnlichkeit bzw. Abstammung kommt dabei meist schon in den ähnlichen Namen von Gattungen und Untergattungen zum Ausdruck, z. B. *Hexacontium, Hexacontanna, Hexacontella, Hexacontosa, Hexacontura* oder *Actinomma, Actinommantha, Actinommetta, Actinommilla, Actinommura*. Die vollständige Schreibweise wird dementsprechend unübersichtlich und ist schwer einzuprägen: z. B. *Amphisphaera (Amphisphaerantha) neptunus, Amphisphaera (Amphisphaerantha) uranus, Amphisphaera (Amphisphaerantha) jupiter, Amphisphaera (Amphisphaerella) apollo, Amphisphaera (Amphisphaerella) mercurius, Amphisphaera (Amphisphaerissa) cronos, Amphisphaera (Amphisphaerissa) pluto, Amphisphaera (Amphisphaeromma) mars*. Die Zusammengehörigkeit der Gruppe wird noch, in diesem Beispiel durch Gestirne als Artnamen unterstrichen. Der Einfallsreichtum bei Artnamen geht dabei schon von kennzeichnenden Merkmalen (wie *gigantea, gracilis*) weg und weicht auf Vornamen (*christiana, johannis, pauli, petri, jacobi, simonis, philippi, andreae, thomae, bartholomaei, thaddaei, matthaei*), Philosophen (*epicurii, lucretti, spinozae, straussii, feuerbachii, moleschotti, holbachii, gassendii*) und verehrten Forschern (Abb. 4) aus. Einander ähnelnde solitäre bzw. kolonienbildende Arten bekommen dieselben Namen, z. B. *Lampoxanthium punctatum / Sphaerozoum punctatum* und L. *pandora / Rhaphidozoum pandora*. Je nachdem welche Merkmale im Vordergrund stehen, errichtet er verschiedene Familiennamen.[8] Bemerkenswert ist, daß HAECKEL alle Vorfahren und Nachkommen unter den rezenten Gattungen findet.

Analog zu CUVIERS vier Abteilungen oder Bauplantypen scheinen „... alle 4318 Radiolarienarten nur Modifikationen von 4 ursprünglichen Typen dar[zu]stellen und ... auch diese 4 Urformen sich phylogenetisch durch Divergenz von einer einfachen, nackten, kugeligen Zelle ab[zu]leiten (*Actissa*)" (HAECKEL 1911: 419; Abb. 5, 6). „Unter allen Radiolarien ist..., *Actissa*, nicht allein die einfachste, wirklich beobachtete Form, sondern zugleich der wahre Prototypus der ganzen Classe, die einfachste Form, in welcher die Radiolarien-Organisation überhaupt gedacht werden kann. Es ist daher in hohem Maasse wahrscheinlich, dass *Actissa* nicht nur im phylogenetischen Sinne die gemeinsame Stammform der ganzen Classe, sondern auch in ontogenetischem Sinne ihre gemeinsame Keimform darstellt" (HAECKEL 1887c: 80).

HAECKEL (z. B. 1887c: 85) selbst bezeichnete sein System als Kompromiß zwischen natürlicher und künstlicher Methode und verweist bei einzelnen Formen häufig direkt auf die Künstlichkeit der Klassifikation (Abb. 7; vgl. Kap. 6.2.2).

5.2 Die Schwämme (Porifera)

„Der Organismus der Spongien hat sich offenbar noch bis in unsere Zeit so flüssig, so beweglich, so biegsam erhalten, dass wir den Ursprung der verschiedenen Species aus einer gemeinsamen Stammform hier noch Schritt für Schritt auf das Klarste verfolgen können."

(HAECKEL 1870a: 233)

Infolge des uralten Gebrauchs der Badeschwämme (Abb. 26) durch die Griechen waren diese Organismen schon ARISTOTELES wohl bekannt, der sie zu den Tieren stellte. Ihre festsitzende Lebensweise und ihre Farbe, die oft grün ist (Abb. 27), führten dazu, daß man sie lange Zeit für Pflanzen hielt. LINNÉ, welcher alle ihm bekannten Schwämme als Arten einer einzigen Gattung *Spongia*, auffasste, stellte dieselben zuerst an das Ende des Pflanzenreichs, unter die Algen, Moos- und Farnpflanzen, indem er sie mit den Korallen und den korallenähnlichen Moostierchen

(Bryozoen) als Steinpflanzen (Lithophyta) zusammenfaßte. Später stellt er sie zu den Pflanzentieren (Zoophyten), die lange Zeit den Beleg für die Wahrheit des Kontinuitätsprinzips bildeten (RAGAN 1997).

Die meist unscheinbaren Kalkschwämme (Calcarea, früher auch Calcispongia) sind spät als eine selbständige, gut gekennzeichnete Gruppe erkannt worden (Abb. 8; LENDENFELD 1894; SCHULZE 1875, 1878; vgl. HENTSCHEL 1923/1925). In seiner ersten Arbeit über Schwämme (HAECKEL 1870a) ging er noch von einer Verwandtschaft zu den Korallen aus, er errichtete sogar den Cladus Buschthiere (Thamnoda), der Schwämme und Korallen umfaßte. Die Entwicklung stellte er sich so vor: „Aus diesem hypothetischen *Protascus* [Urschlauch] nahmen vielleicht als zwei divergente Zweige *Prosycum* (die Stammform der Kalkschwämme) und *Procorallum* (die Stammform der Corallen) ihren Ursprung" (HAECKEL 1870a: 221).[9] In dieser Arbeit richtet er „...an alle Leser dieser vorläufigen Mittheilung, welche im Besitz von getrockneten oder in Weingeist befindlichen Kalkschwämmen sind, die Bitte, mir dieselben zur Durchsicht und Vergleichung übersenden zu wollen. Die Kalkschwämme sind bisher in den zoologischen Sammlungen fast überall so spärlich vertreten und ihre Systematik liegt so im Argen, dass der nachstehende Prodromus[10] eines Systems der Kalkschwämme ganz von vorn anfangen muss. Ausserdem sind viele Calcispongien im inneren Bau so sehr verschieden, während ihr unscheinbares Aeussere fast gleich erscheint, dass die genaueste mikroskopische Untersuchung aller bisher gefundenen Formen zur Begründung ihrer Systematik ganz unerlässlich ist" (HAECKEL 1870a: 235). In einem Prodromus des Systems der Kalkschwämme listete HAECKEL (1870b) 132 Arten ohne Beschreibung auf und charakterisierte 42 Gattungen, 12 davon monotypisch, anhand der Persitomkrone und Nadeln. Für *Leucosolenia* BOWERBANK errichtete er nach der Strahligkeit der Nadeln allein sechs Untergattungen.

In einer weiteren kleineren Arbeit schildert HAECKEL (1871c) sein Programm, nämlich anhand der „Beobachtung von lebenden Schwämmen... die Lücken auszufüllen, welche in der Anatomie der früher vorzugsweise untersuchten Weingeistpräparate geblieben

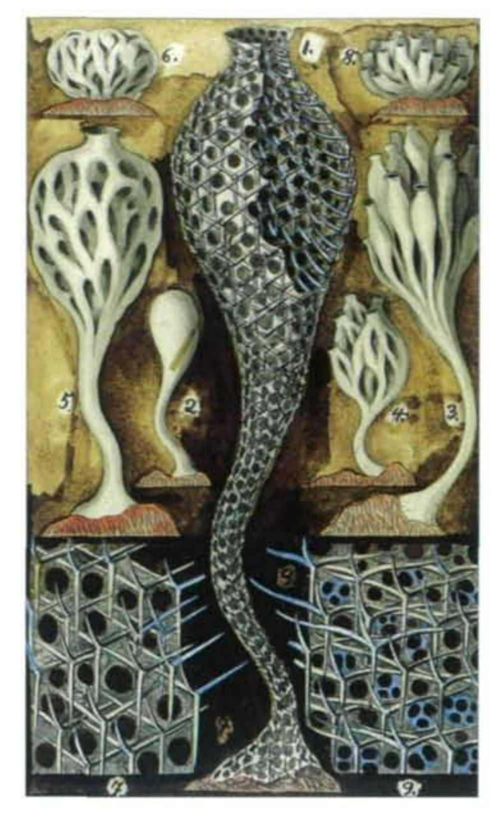


Abb. 8: Original-Zeichnung von HAECKEL (veröffentlicht 1872: Taf. 6).

waren. Zugleich machten genealogische Untersuchungen ‚über die Entstehung der Arten'... es nothwendig, möglichst grosse Mengen dieser Tiere an ihrem natürlichen Standorte in Bezug auf ihre gesellschaftliche Ansiedelung und ihre topographische Verbreitung zu untersuchen, und Massen von Individuen von den verschiedenen Standorten zur Vergleichung zu sammeln (HAECKEL 1871c: 642). „In der That lässt sich bei diesen merkwürdigen Thieren die Genesis der Species Schritt für Schritt verfolgen, und die Species-Unterscheidung in dem gewöhnlichen (dogmatischen) Sinne hört hier vollständig auf..." (HAECKEL 1871c: 647). Denn es zeigte sich, die „Unmöglichkeit ‚gute Arten' zu unterscheiden aufgrund fünfjähriger genauester Beobachtungen an sehr vollständigem Material. [Da man] nach Belieben 3 Arten oder 21 oder 111 oder 289 oder 591 unterscheiden kann" (HAECKEL 1911: 267). Bereits ein Jahr später, in seiner Monographie der Kalkschwämme in zwei Bänden mit einem Atlas von 60 Tafeln, bezeichnet HAECKEL (1872a-c) seinen „Prodromus" als ganz künstlich.

Bei den Schwämmen war HAECKELS Versuch (1866a: 26), eine „mathematische Betrachtungsweise der organischen Formen" einzuführen besonders ausgeprägt: „Für die

Abb. 9:
Übersicht der 39 Gattungen des künstlichen Systems der Kalkschwämme (HAECKEL 1872: 85).

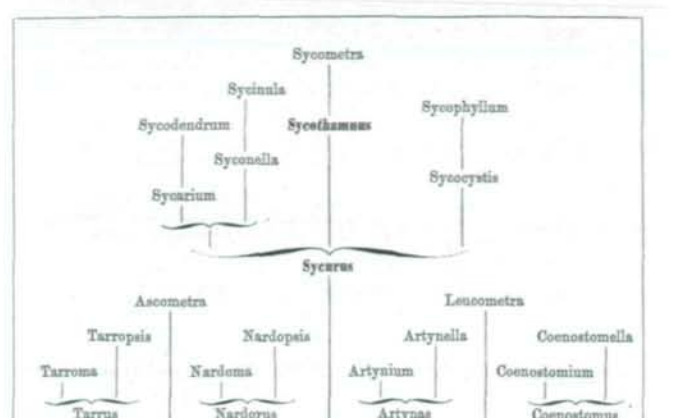
C. Tabellarische Uebersicht der 39 Genera des künstlichen Systems der Kalkschwämme.

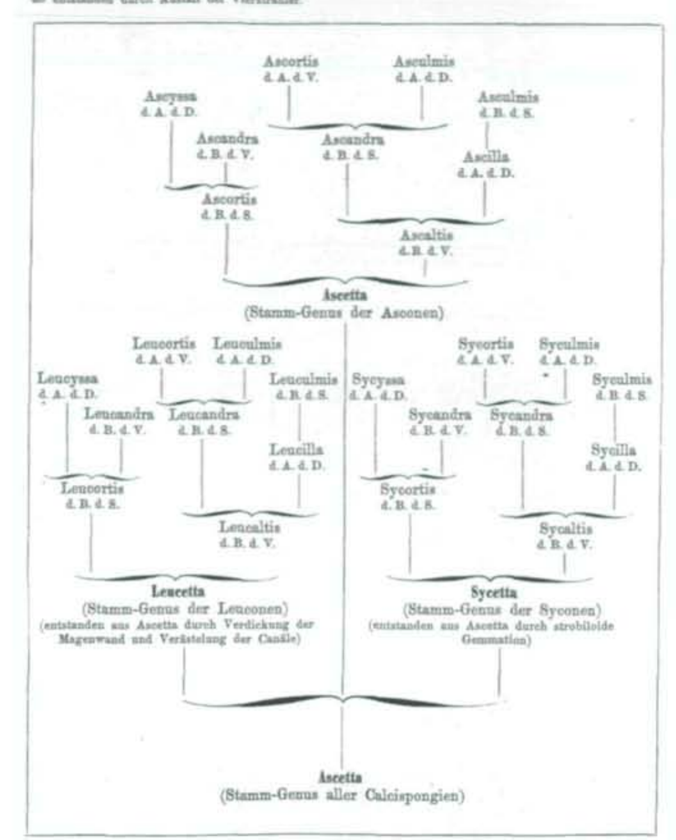
Ordines	Individualität und Beschaffenheit der Mundöffnung.	I. Ascones. Grantien mit Loch-Canälen	II. Leucones. Grantien mit Ast-Canälen	III. Sycones. Grantien mit Strahl-Canälen
Dorograntiae	Eine Person mit nackter Mundöffnung.	1. Olynthus	4. Dyssycus	7. Sycurus
	Eine Person mit rüsselförmiger Mundöffnung.	2. Olynthella	5. Dyssyconella	8. Syconella
	Eine Person mit bekränzter Mundöffnung	3. Olynthium	6. Dyssycarium	9. Sycarium
Cystograntiae	Eine Person ohne Mundöffnung.	10. Clistolynthus	11. Lipostomella	12. Sycocystis
Cormograntiae	Ein Stock mit lauter nacktmündigen Personen.	13. Soleniscus	16. Amphoriscus	19. Sycothamnus
	Ein Stock mit lauter rüsselmündigen Personen.	14. Solenula	17. Amphorula	20. Sycinula
	Ein Stock mit lauter kranzmündigen Personen.	15. Solenidium	18. Amphoridium	21. Sycodendrum
Coenograntiae	Ein Stock mit einer einzigen nackten Mundöffnung.	22. Nardorus	25. Coenostomus	—
	Ein Stock mit einer einzigen rüsselförmigen Mundöffnung.	23. Nardopsis	26. Coenostomella	—
	Ein Stock mit einer einzigen bekränzten Mundöffnung.	24. Nardoma	27. Coenostomium	—
Tarrograntiae	Ein aus mehreren Nardorus- oder Coenostomus-Stöcken zusammengesetzter Stock	28. Tarrus	31. Artynas	—
	Ein aus mehreren Nardopsis- oder Coenostomella-Stöcken zusammengesetzter Stock	29. Tarropsis	32. Artynella	—
	Ein aus mehreren Nardoma- oder Coenostomium-Stöcken zusammengesetzter Stock	30. Tarroma	33. Artynium	—
Cophograntiae	Ein Stock ohne Mundöffnung	34. Auloplegma	35. Aphroceras	36. Sycophyllum
Metrograntiae	Ein aus mehreren verschiedenen generischen Formen zusammengesetzter Stock.	37. Ascometra	38. Leucometra	39. Sycometra

Abb. 10:
Übersicht der 21 Gattungen des natürlichen Systems der Kalkschwämme (HAECKEL 1872: 84).

A. Tabellarische Uebersicht der 21 Genera und drei Familien des natürlichen Systems der Kalkschwämme.

Skelet-Struktur.	I. Ascones. Grantien mit Loch-Canälen	II. Leucones. Grantien mit Ast-Canälen	III. Sycones. Grantien mit Strahl-Canälen
Spicula sämmtlich dreistrahlig	1. Ascetta	8. Leucetta	15. Sycetta
Spicula sämmtlich vierstrahlig	2. Ascilla	9. Leucilla	16. Sycilla
Spicula sämmtlich einfach	3. Ascyssa	10. Leucyssa	17. Sycyssa
Spicula theils dreistrahlig, theils vierstrahlig	4. Ascaltis	11. Leucaltis	18. Sycaltis
Spicula theils dreistrahlig, theils einfach	5. Ascortis	12. Leucortis	19. Sycortis
Spicula theils vierstrahlig, theils einfach	6. Asculmis	13. Leuculmis	20. Syculmis
Spicula theils dreistrahlig, theils vierstrahlig, theils einfach.	7. Ascandra	14. Leucandra	21. Sycandra





Eintheilung der Kalkschwämme in Genera und Species sind bisher von den verschiedenen Autoren in erster Linie theils die Individualitäts-Verhältnisse... theils die Beschaffenheit der Mundöffnung, theils die äussere Körperform benutzt worden. Alle diese Charaktere sind von untergeordneter und secundärer Bedeutung, weil sie in hohem Maasse der Abänderung durch Anpassung unterworfen sind... Als einzige natürliche Basis der generischen und specifischen Unterscheidung hat sich die Beschaffenheit der mikroskopischen Skelettheile herausgestellt. Die Form und Zusammensetzung dieser Nadeln oder Spicula vererbt sich innerhalb der Species so relativ constant, und bietet zugleich allein so feste, mathematisch bestimmbare Verhältnisse dar, dass sie für die natürliche Classification der Genera und Species von höchster, ja von allein maassgebender Bedeutung ist. Ganz naturgemäss unterscheiden sich die Genera nach den Hauptformen der Nadeln und ihrer Combinationsweise, während die Species durch untergeordnete Gestaltdifferenzen der einzelnen Hauptformen bestimmt werden. [Da] ...nur drei Hauptformen von Spicula [vorhanden und] ...sieben verschiedene Skeletformen mathematisch möglich [sind, die] ...in drei Familien vorkommen... [, sind 21 Gattungen denkbar]. Diese 21 Genera entsprechen in keinem einzigen Falle vollständig den früher unterschiedenen Kalkschwammgattungen, welche nach gänzlich verschiedenen Principien aufgestellt wurden. Da diese letzteren einen wesentlich verschiedenen Inhalt und Umfang bezeichnen, so war es unumgänglich nothwendig, für die neuen Gattungsbegriffe des natürlichen Systems neue Bezeichnungen aufzustellen. Ich habe diese Bezeichnungen, indem ich den drei Namenwurzeln der drei Familien correspondierende Gattungsendigungen anhängte, so gewählt, dass sie möglichst leicht im Gedächtnis zu behalten sind und übersichtlich die Analogien der drei Gruppen darstellen" (HAECKEL 1871c: 649f.; Abb. 9, 10).

Abb. 11:
Stammbaum der Genus-Formen des künstlichen Systems der Kalkschwämme (HAECKEL 1872: 360).

Abb. 12:
Stammbaum der Genus-Formen des *natürlichen* Systems der Kalkschwämme (HAECKEL 1872: 359).

Das Problem der Variabilität führt HAECKEL (1872a: 474) soweit, daß er sich „gezwungen sah, abweichend von den bisherigen Regeln der Systematik, zwei gänzlich verschiedene Systeme neben einander zu stellen, ein natürliches und ein künstliches System. ... Das natürliche System ist ‚ausgeführt nach den phylogenetischen Principien der Descendenz-Theorie, bei mittlerer Ausdehnung des Species-Begriffs'. Dasselbe enthält 21 Genera mit 111 Species. Das künstliche System ist ‚ausgeführt nach den bisher in der Systematik der Spongien befolgten Principien, bei mittlerer Ausdehnung des Species-Begriffes. Dasselbe enthält 39 Genera mit 289 Species. ... Das erstere [künstliche] berücksichtigt vor Allem die Producte der Anpassung, das letztere [natürliche] die Constanz der Vererbung" (HAECKEL 1872a: 480f.; Abb. 9, 10). In einer Fußnote rechtfertigt er seinen Schritt (HAECKEL 1872a: 474): „Die Aufstellung des künstlichen neben dem natürlichen Systeme wird der Systematiker der Schule für eine unnütze Spielerei oder für einen paradoxen Einfall halten. Beide Auffassungen muss ich zurückweisen. Beide Systeme können neben einander bestehen und erfüllen verschiedene Aufgaben. Das natürliche System besitzt seine Bedeutung für die Phylogenie, weil es uns den genealogischen Zusammenhang der Species nachweist. ... Das künstliche System hat anderseits sein besondere Bedeutung für die vergleichende Anatomie. ... Wie man in der praktischen Systematik der Kalkschwämme mit den beiderlei Benennungen des natürlichen und künstlichen Systems verfahren will, ist mir gleichgültig. Am vortheilhaftesten wird sich die praktische Unterscheidung der einzelnen Formen eine ternäre Nomenclatur herausstellen. Statt also zu sagen: ‚die *Olynthus*-Form von *Ascetta primordialis*' wird man einfach *Ascetta* (*Olynthus*) *primordialis* oder auch umgekehrt *Olynthus* (*Ascetta*) *primordialis* sagen" (Abb. 11, 12).

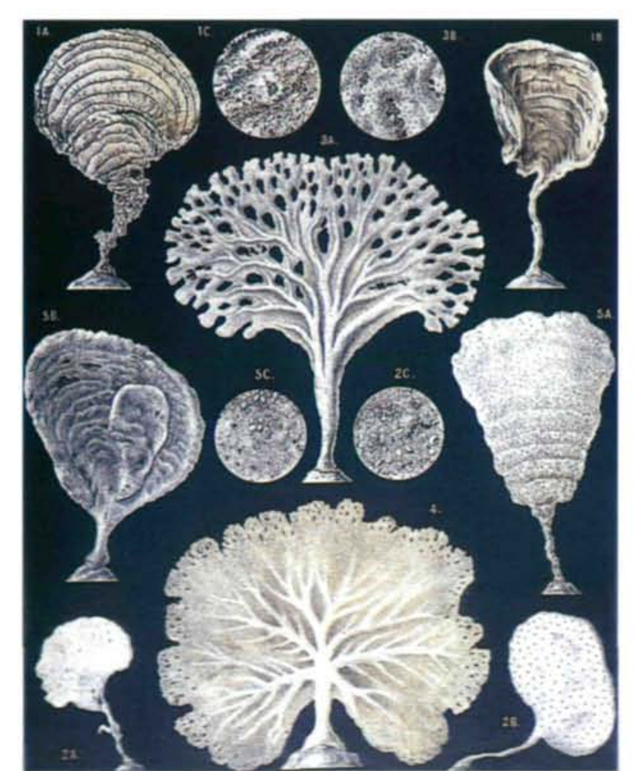


Abb. 13:
Diese als Hornschwämme klassifizierten Formen (HAECKEL 1889: Taf. 1) bilden heute einen eigenen Stamm innerhalb der tierischen Einzeller.

Es ist verständlich, daß diese Fülle von Namen nur zu Verwirrung führen konnte (vgl. HENTSCHEL 1923/1925; s. Kap. 6.3.2), auch die nähere Erläuterung der Varietäten macht die Sache nicht leichter (HAECKEL 1872a: 479): „1) Die generischen Varietäten des natürlichen Systems sind die Genera des künstlichen Systems. ... 2) Die specifischen Varietäten des natürlichen Systems sind beginnende Species des natürlichen Systems. Bei weiterer Ausbildung und bei zunehmender Constanz der Merkmale, durch welche die specifischen Varietäten einer natürlichen Species sich unterscheiden, würden sich dieselben zum Range von ‚bona species' [guten Arten] erheben. ... 3) Die connexiven Varietäten des natürlichen Systems sind unmittelbare Uebergangsformen zwischen den Genera des natürlichen Systems. Durch ganz geringfügige Abänderungen in der Zusammensetzung des Skelets wird der Grund zu einer neuen natürlichen Gattung gelegt. ... 4) Die transitorischen Varietäten des natürlichen Systems sind unmittelbare Uebergangsformen zwischen den Species des natürlichen Systems".

Für die Beziehungen zwischen Ontogenie und Phylogenie prägte HAECKEL (1872a) in seiner Monographie der Kalkschwämme den Begriff „Biogenetisches Grundgesetz". Im Kapitel über „Die Philosophie der Kalkschwämme" legte er die Grundgedanken seiner „Gastraea-Theorie" nieder, nach der die Stammform der vielzelligen Tiere (Gastrea) dem Gastrulastadium (Becherkeim-) in der Embryonalentwicklung entsprechen soll und welche die stammesgeschichtliche Ableitung aller vielzelligen Tiere aus einfachen, kugeligen Flagellatenkolonien erklärt (KRAUBE 1984; s. Beitrag SALVINI-PLAWEN in diesem Band). In den 70er Jahren beschäftigte sich HAECKEL, z. T. referierend, in einigen kleineren Arbeiten mit Schwämmen (HAECKEL 1874a, 1876a, 1877).

Bei den als „Deep-Sea Keratosa" bezeichneten Hornschwämmen unterlag HAECKEL (1889) einem Irrtum (KNORRE 1985). Es handelte sich, wie der Berliner Zoologe Franz Eilhard SCHULZE im Rahmen seiner Arbeiten

über die Materialien der Siboga- und der Valdivia-Expeditionen zeigen konnte (SCHULZE 1907, 1912), bei den faustgroßen Organismen aus der Tiefsee um Einzeller aus der Klasse der Rhizopoden, die den Kammerlingen (Foraminiferen) nahestehen (Abb. 13). Sie bilden heute einen eigenen Stamm, die Xenophyophora (TENDAL zit. n. MARGULIS et al. 1990; TENDAL 1996).

5.3 Die Nesseltiere (Cnidaria)

Korallen und „Polypen" bildeten die klassischen Pflanzentiere (Zoophyten; zur Geschichte des Begriffs s. RAGAN [1997]), das eigentliche Verbindungsreich zwischen den Pflanzen und Tieren. Namen wie „Blumentiere" für Korallen und „Wasserinsekt" für *Hydra* spiegeln die Unsicherheit in der Einordung dieser sonderbaren Wesen. LINNÉ (1758) unterschied zehn Gattungen der heutigen Cnidaria, hundert Jahre später waren es vor allem durch die Arbeiten von BLAINVILLE, BRANDT, CLAUS (1882, 1886, 1892), ESCHSCHOLTZ (1829), GEGENBAUR (1854, 1856, 1859), HUXLEY, LAMARCK (1809), LEUCKART, MILNE-EDWARDS & HAIME, OKEN, PERON & LESUEUR und QUOY & GAIMARD schon über 200 Gattungen.

Zwischen 1865 und 1874 interessierte sich HAECKEL für fossile Medusen (HAECKEL 1865b, 1866d, 1869a, c, 1874b). Dabei geht er eigene Wege der Nomenklatur, wenn er feststellt (HAECKEL 1869: 540): „Was die Benennung der fossilen Medusen betrifft, so befolge ich hier den schon in meiner letzten Mitteilung [HAECKEL 1866d] darüber ausgesprochenen Grundsatz, alle nicht näher bestimmbaren Arten als Species des Collectivgenus *Medusites* anzuführen, wodurch nichts weiter als ihre Stellung in der Medusenclasse ausgesprochen sein soll. Dagegen werde ich die näher bestimmbaren Abdrücke mit Gattungsnamen belegen, welche denjenigen ihrer nächsten lebenden Verwandten nachgebildet sind". Und (HAECKEL 1874b: 323) „Da jedoch dijenige Familie der Semaeostomeen, zu welcher das Thier gehörte, sich nicht näher bestimmen lässt, will ich des [sic!] Genus *Semaeostomites* nennen".

Eine von der Utrechter Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft gekrönte Preisschrift gelingt HAECKEL (1869b) mit der Studie „Zur Entwickelungsgeschichte der Siphonophoren. Beobachtungen über die Entwickelungsgeschichte der Genera *Physophora*, *Crystallodes*, *Athorybia*..." (Abb. 14). Auch im eher populärwissenschaftlichen Werk „Arabische Korallen" (HAECKEL 1876b) sind neue Namen versteckt (Abb. 17); dies gilt auch für zahlreiche kurze Veröffentlichungen (HAECKEL 1869d, 1875, 1879a-h, 1880a-c, 1884c).

Als Ergebnis langjähriger Untersuchungen und seiner meereszoologischen Exkursionen in die Bretagne (1878) und an die Riviera (1880) legte HAECKEL (1879i/1986, 1881a) eine dreiteilige Monographie der Medusen vor (Abb. 15). Die beiden ersten Teile (Text- und Tafelband) umfassen das „System der Medusen"; der zweite Band behandelt „Die Tiefsee-Medusen der Challenger Reise und der Organismus der Medusen" (Abb. 16). Im „System der Medusen" schildert HAECKEL (1879i/1986: XV) seinen Forschungsansatz: „So trat denn jetzt das dringende Bedürfniss einer umfassenden systematischen Bearbeitung der ganzen Medusen-Classe, unter vollständiger kritischer Berücksichtigung der weitschweifigen und sehr zerstreuten Literatur, nur um so dringlicher hervor, und ich beschloss, den Versuch einer solchen zu wagen. Diesem entfernten Ziele glaubte ich mich am sichersten dadurch nähern zu können, dass ich eine Medusen-Familie nach der anderen monographisch bearbeitete. Die erste

ZUR
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER
SIPHONOPHOREN,
VON
Dr. ERNST HAECKEL.

BEOBACHTUNGEN ÜBER DIE ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER GENERA
PHYSOPHORA, CRYSTALLODES, ATHORYBIA,
UND REFLEXIONEN ÜBER DIE
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER SIPHONOPHOREN IM ALLGEMEINEN.

EINE VON DER
UTRECHTER GESELLSCHAFT
FÜR KUNST UND WISSENSCHAFT
GEKRÖNTE PREISSCHRIFT.

MIT VIERZEHN TAFELN.

UTRECHT,
VERLAG VON C. VAN DER POST JR.
1869.

Abb. 14:
Titelblatt der in Utrecht preisgekrönten Arbeit über die Staatsquallen (HAECKEL 1869b).

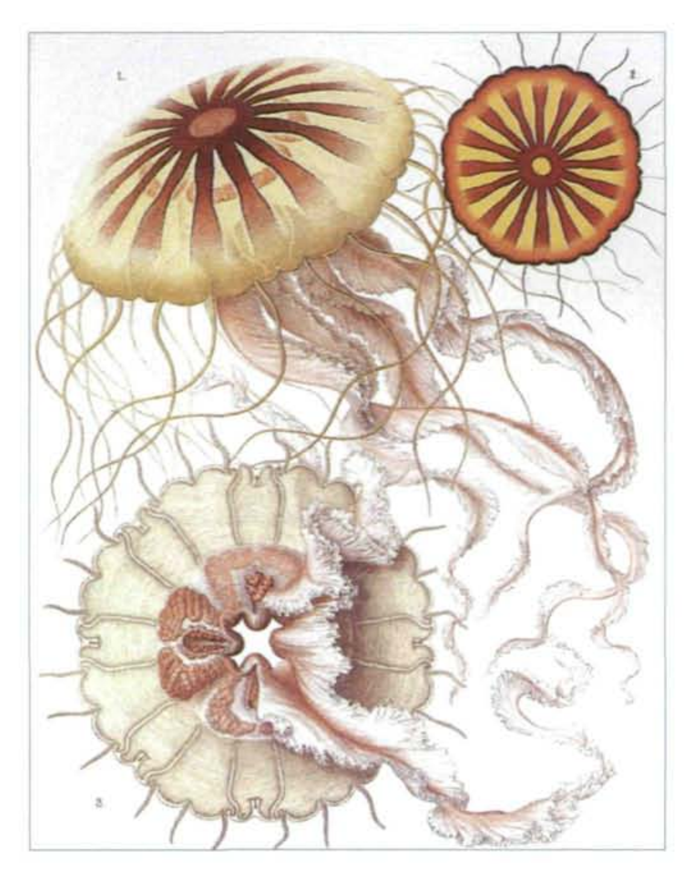


Abb. 15:
Die Kompaßqualle *Chrysaora hysoscella* (aus HAECKEL 1879: Taf. 31; dort wird diese Species als *C. mediterranea* bezeichnet, ein Synonym).

derartige Monographie erschien 1864 im ersten und zweiten Bande der ‚Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft' und behandelte ‚die Familie der Rüsselquallen' (Geryonida) [HAECKEL 1864b, c, 1865c, d, 1866c]. Eine zweite Monographie, 1869 im 19. Bande der ‚Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie' publicirt, betraf ‚die Crambessiden, eine neue Medusen-Familie aus der Rhizostomeen-Gruppe' [HAECKEL 1869c]. Dann folgten vier kleiner Abhandlungen über ‚fossile Medusen' [s. oben]. ... Ueberhaupt wurde mir, je tiefer ich in die systematische Untersuchung der verschiedenen Medusen-Gruppen eindrang, desto mehr der grosse Mangel an zuverlässigem und ausreichendem Beobachtungs-Material fühlbar und die Nothwendigkeit, vor Allem grössere Massen aus verschiedenen Gruppen vergleichend zu untersuchen".

Vorausschauend und angesichts der methodischen Probleme stellt HAECKEL (1879i/1986: XX) fest: „Alle bisherigen grösseren Arbeiten über Medusen sind reich an Irrthümern, und viele sind voll von starken Fehlern. Auch mein ‚System der Medusen' wird in dieser Beziehung allen seinen Vorgängern gleichen. Denn die Organisation dieser merkwürdigen Thiere selbst, die mannichfachen Schwierigkeiten ihrer Beobachtung und Conservation, die Unmöglichkeit, alle verwandten Formen lebend oder gut conservirt vergleichen zu können, sowie manche andere unvermeidliche Hindernisse bilden eine reiche Fehlerquelle, welche alle Medusologen, ohne Ausnahme, mehr oder weniger zum Opfer fallen. Wenn ich trotzdem hoffen darf, die wissenschaftliche Erkenntnis dieser interessanten und herrlichen Thiere um ein gutes Stück gefördert zu haben, so begründe ich diese Hoffnung einerseits auf die Thatsache, dass ich bei der empirischen Untersuchung ungleich reichere Materialien benutzen konnte, als alle meine Vorgänger zusammengenommen, und dass ich bei deren Bearbeitung durch die fortgeschrittenen Untersuchungs-Methoden der Gegenwart unterstützt wurde; anderseits auf den Umstand, dass ich bei der philosophischen Verwerthung jenes Materials auf dem phylogenetischen Boden der heutigen Entwicklungslehre stand und bei Beurtheilung aller einzelnen Erscheinungen stets den einheitlichen und genetischen Zusammenhang im Auge behielt. ... Am Schlusse dieser vieljährigen Arbeit, der ich einen ansehnlichen Theil meiner besten Kraft und Lebenszeit gewidmet habe, will es mir freilich fast scheinen, als ob ich statt des



Abb. 16:
Obwohl die Tafel mit *Alophota giltschiana* bezeichnet ist, betreffen nur die Ziffern 1-3 diese Art; Fig. 4-8 beziehen sich auf *Arethusa challengeri* (aus HAECKEL 1888: Taf. 26).

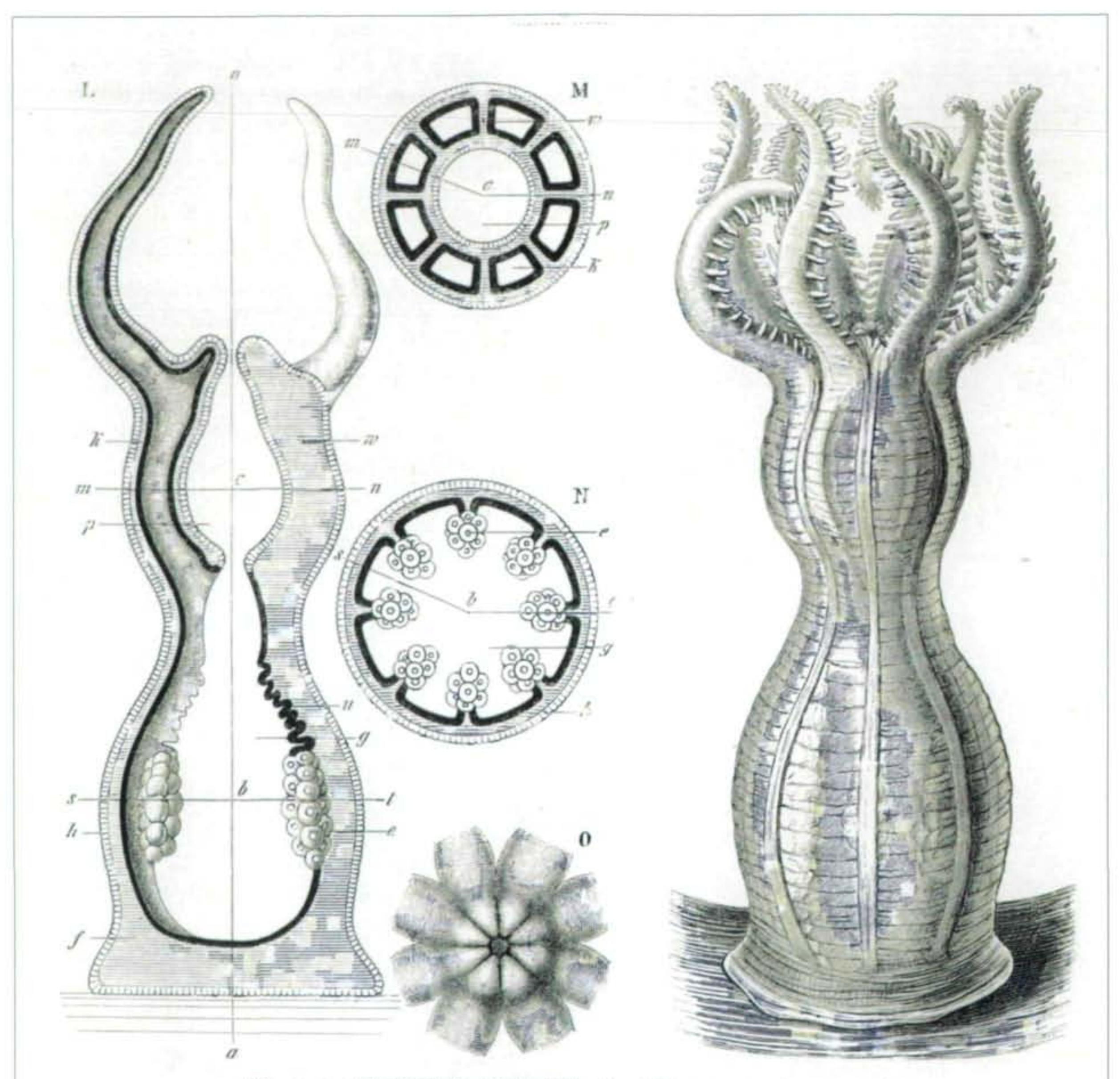


Fig. 4, 5. MONOXENIA DARWINII, *Haeckel* (nov. gen. et nov. spec.).

Eine neue Octokoralle des rothen Meeres, aus der Familie der Monoxeniden (Haimea, Hartea), zwanzigmal vergrössert. Der becherförmige, weiche Körper, der gar keine harten Theile einschliesst, trägt oben einen Kranz von acht gleichen, gefiederten Fangarmen. Diese neue Gattung entdeckte ich im Innern einer todten Seeigelschale (Cidaris), welche ich auf den Korallenbänken von Tur gesammelt hatte. An der Innenfläche dieser Schale sassen gegen zwanzig solche kleine Korallenthiere (von 3 Millimeter Länge) isolirt neben einander. Von den nächstverwandten Gattungen Haimea und Hartea unterscheidet sie sich durch den Mangel aller harten Theile und den achtstrahligen, nicht zweilippigen Mund. Fig. L, M, N, O stellen die Anatomie dieser solitären Fleischkoralle dar. Fig. L Längsschnitt mitten durch den Körper, links durch ein Magenfach, rechts durch eine Scheidewand. Fig. M Querschnitt durch den oberen Theil des Körpers, durch die Schlundhöhle (in der Schnittlinie *m c n*). Fig. N Querschnitt durch den unteren Theil des Körpers, durch die Magenhöhle (in der Schnittlinie *s b t*). Fig. O die achtlippige Mundöffnung, von oben gesehen, mit der Basis der acht Fangarme. *a b c o* Hauptaxe (Längsaxe). *p* Schlundhöhle. *g* Magenhöhle. *k* Magenfächer. *w* Radiale Septa oder Scheidewände der Magenfächer. *c* Mittelpunkt der Schlundhöhle. *b* Mittelpunkt der Magenhöhle. *e* Eierhaufen. *u* Magenschnüre. *f* Fleisch (oder Neuromuskelmasse), Product des mittleren Keimblattes (Mesoderm). *h* Aeussere Hautdecke (Epidermis), Product des äusseren Keimblattes (Exoderm). Die innere Haut der Magenhöhle, Product des inneren Keimblattes (Entoderm), ist durch eine breite schwarze Linie bezeichnet.

Abb. 17:
***Monoxenia darwinii*, eine der wenigen von HAECKEL (1876a: 8) neu beschriebenen Korallen.**

gehofften Abschlusses einer mühseligen und opfervollen Untersuchung erst den eigentlichen Anfang zu derselben gefunden hätte...".

Als letztes größeres Werk erscheinen Untersuchungen zu den Staatsquallen (Siphonophoren) (Abb. 16; HAECKEL 1888d), von dem er an seinen Freund GEGENBAUR schreibt (zit. n. SCHMIDT 1934: 24) „Ich glaube, diese Arbeit ist die inhaltsreichste unter meinen Mongraphien" (die Nachwelt sah dies allerdings anders; vgl. WINSOR 1972). Darin wird eine Morphologie der Siphonophoren mit Neubeschreibungen angekündigt (HAECKEL 1888d: 357), die aber nie erschienen ist.

Bei der Benennung der Medusen zeigt sich seine Faszination von den Formen deutlich, z. B. *Codonium* Glöckchen, *Lizusa* die Spielende, Tändelnde, *Margellium* Kleine Perle, *Aglantha* herrliche Blume, *Liriantha* Lilienblume, liebliche zarte Blume, *Cunantha* Wiegenblume, *Solmaris* Meeressonne, *Tesserantha* Würfelblume, Vierseitige Blume, *Linantha* Netzblume, *Floscula* Blümchen, *Auricoma* Die Goldhaarige. Auch die meisten Widmungsnamen (zu Ehren einer Person wurden sie damals häufig mit Großbuchstaben geschrieben, was laut ICZN [1985] nicht mehr erlaubt ist) finden sich in dieser Gruppe, beispielsweise *Microcoma annae*, *Desmonema annasetae*, *Alophota giltschiana* (Abb. 16), *Coccodiscus lamarcki* und *Pteronema darwini*. Seine Wertschätzung bringt HAECKEL (1904: Taf. 26) zuweilen in schwärmerischen Worten zum Ausdruck (s. auch Beitrag LÖTSCH in diesem Band), z. B. bei *Carmaris giltschi*: „Diese prächtige Meduse ist zu Ehren des ausgezeichneten Künstlers, Herrn Adolf GILTSCH, benannt, dessen seltenem Talent und vollkommenem Formverständnis die schöne und naturgetreute Wiedergabe der Gestalten in diesen ‚Kunstformen der Natur' zu danken ist". GILTSCH hatte im Lauf von 42 Jahren der Zusammenarbeit über 400 Tafeln für HAECKEL lithographiert.

Wie schon bei den anderen Tiergruppen vertritt HAECKEL einen nominalistischen Standpunkt bezüglich der systematischen Kategorie und betont, daß „...bei den Medusen die Unterscheidung der Species nur eine relative, keine absolute Bedeutung [hat]. Der Begriff der Species ist ebenso künstlich, aber unentbehrliches Werkzeug der Systematik, wie der Begriff des Genus, der Familie und der Classe" (HAECKEL 1879i/1986: XXV).

HAECKEL (1916: 30) sah den Ursprung aller „höheren" Metazoen in den Coelenteraten (Zoophyten), als noch heute lebende Urbilder der Gastrea betrachtete er neben *Olynthus* unter den Schwämmen auch *Hydra* unter den Nesseltieren. Etliche Untersuchungsergebnisse wurden z. T. heftig diskutiert, Details würden aber zu weit führen (vgl. CLAUS 1882, 1886, 1892; STIASNY 1922a, b, 1923; KRUMBACH 1923/1925; s. Kap. 6.4.2).

6 Entwicklungen im 20. Jahrhundert

6.1 Artbegriff, Biosystematik und Evolutionstheorie

Das Interesse der Systematiker verlagerte sich um 1900 unter dem Eindruck der dritten Artenbestandsaufnahme durch Erschließung neuer Lebensräume (Tiefsee, Hochgebirge) auf die beschreibende und klassifizierende Artsystematik (Mikrotaxonomie), die durch die Internationalen zoologischen Nomenklaturregeln ab 1905 (aktuelle Fassung ICZN 1985) vor neuen Anforderungen stand und durch die Populationsbiologie neue Antriebe erhalten hatte. So unterblieben über 50 Jahre lang theoretische Erörterungen und praktische Reformen der Makrotaxonomie, der Wissenschaft von der Klassifikation (MAYR 1984; MINELLI 1993).

Erst HUXLEY (1940) und MAYR (1942) griffen das Thema der Systematik theoretisch auf; weitere bekannte Namen sind STEBBINS (1950) und SIMPSON (1961) (REMANE 1956; MAYR 1975; KRAUS 1976; KRAUS & KUBITZKI 1982; MÖHN 1984; AX 1988, 1984, 1995; STEININGER 1997). Ein wichtiger Begriff in diesem Zusammenhang war „Species". Der Umfang des Artbegriffes kann sehr unterschiedlich definiert werden, wobei die verschiedenen Bestimmungen außerdem historisch veränderlich sind (vgl. Kap. 2; MAYR 1967, 1970, 1975; WILLMANN 1985). Die Grundlagen der Vererbung wurden erst nach

der Jahrhundertwende entdeckt, es verwundert daher nicht, daß die meisten Biologen bis dahin vom morphologischen Artbegriff ausgingen. HAECKEL sah wie viele andere im Artbegriff eher eine nützliche, aber künstliche Methode der Einteilung, die in der Natur keine Entsprechung hatte (s. Kap. 4).

Der von Ernst MAYR ab 1940 mit Nachdruck und Erfolg vertretene „biologische Artbegriff" definiert die Art als durch Fortpflanzungsbarrieren isolierte Fortpflanzungsgemeinschaft. Weil die voll differenzierte biologische Art eine genetische, reproduktive und ökologische Einheit darstellt, gab MAYR später als weiteren Aspekt der Biospecies die Bildung einer spezifischen Nische in der Natur an. Der „biologische Artbegriff" hat sich in den letzten Jahrzehnten als tragfähiges wissenschaftliches Konzept durchgesetzt. Es steht aber außer Zweifel, daß seine Anwendung einer zweifachen Einschränkung unterliegt: Der biologische Artbegriff ist sinnvoll nur auf zweigeschlechtliche Organismen und in einer Zeitebene anwendbar, nicht dagegen auf eingeschlechtliche oder asexuelle Lebewesen sowie im Kontinuum entlang der Zeitachse (STEININGER 1997). HAECKEL (1871a: 32) hatte übrigens bei den „niedersten" Organismen (z. B. *Protamoeba primitiva*) Zweifel, ob „man bei diesen überhaupt noch von Genus und Species sprechen darf".

Zu den verschiedenen „Typen" von Artbegriffen, beispielsweise morphologische, genetische oder Chronospecies, die in GRANT (1981, 1994) oder WILLMANN (1985) diskutiert werden, kamen mittlerweile neue Konzepte: Die Art als Kategorie versus Taxon, Arten als natürliche Entitäten versus abstrakte Konstrukte des menschlichen Geistes (z. B. AX 1985, 1995), die Art als Ding versus „Natural kind" (MAHNER & BUNGE 1997); die Art als Klasse versus Individuum (HULL 1976; MAYR & ASHLOCK 1991). In diesem Zusammenhang ist HAECKELS Konzept der „Species als eine geschlossene Summe von Individuen, als ein genealogisches Individuum zweiter Ordnung" (HAECKEL 1866b: 392f.) interessant. Das genealogisches Individuum erster Ordnung („Zeugungskreis") würde heute einer Population entsprechen (vgl. MINELLI 1993; AX 1995). Derzeit gibt es unter den Zoologen somit keinen Konsens zum Artbegriff.

Hinsichtlich der Ordnung der Lebewesen gibt es im wesentlichen drei Konzepte (z. B. KRAUS 1976; MINELLI 1993; MAHNER & BUNGE 1997): (1) Die phänetische Taxonomie (SOKAL & SNEATH 1963) sammelt möglichst viele quantitativ beschreibbare Merkmale, die sie alle als gleichwertig betrachtet. Das daraus meist mit Computerhilfe berechnete System gibt nur die Ähnlichkeit der untersuchten Gruppen wieder und ist somit künstlich.

(2) Die evolutionäre Klassifikation (MAYR 1967, 1975, 1984) verwendet neben der Verwandtschaft auch „ursprüngliche Homologien" (Plesiomorphien), die von weiter zurückliegenden Vorfahren geerbt wurden, und bildet darauf basierende paraphyletische Taxa (s. unten). So werden von ihr z. B. die Krokodile wegen der äußerlichen Ähnlichkeit dem Paraphylum Kriechtiere (Reptilia) zugeordnet, obwohl die nächsten Verwandten die Vögel sind (mit denen sie in einem konsequent phylogenetischen System zu den Archosauria vereinigt werden).

(3) Die phylogenetische Systematik (Kladistik; HENNIG 1950, 1982; AX 1984, 1985, 1995; SUDHAUS & REHFELD 1992; WEBERLING & STÜTZEL 1993) läßt nur monophyletische Taxa zu, d. h. solche, deren Arten geschlossene Abstammungsgemeinschaften bilden (Abb. 42). Diese gehen auf eine einzige, nur ihnen gemeinsame Stammart zurück und werden an „abgeleiteten Homologien" (Apomorphien) erkannt, die sie von dieser Stammart geerbt haben. Unverändert beibehaltene Merkmale werden Plesiomorphien genannt bzw. bei mehreren Taxa Symplesiomorphien. Sie belegen nicht den Besitz exklusiv gemeinsamer Vorfahren ihrer Träger, dürfen also nicht als Argument für phylogenetische Hypothesen dienen. Wenn Taxa auf Symplesiomorphien gegründet werden, so entstehen Gruppen, die nicht unbedingt alle Nachkommen ihres letzten gemeinsamen Vorfahren enthalten. Solche Gruppen werden „paraphyletisch" genannt und sind im theoretischen Rahmen der phylogenetischen Systematik unzulässig (Abb. 42). Gruppierungen, die auf Konvergenzen gegründet sind, nennt man polyphyletisch (Abb. 42). Die sie charakterisierenden Merkmale sind mehrfach unabhängig entstanden, sie gehören also nicht zum Grundplan der letzten gemeinsamen Stam-

mart. Es gab sofort überzeugte Anhänger, wie z. B. REMANE (1956), der das Homologiekonzept erst gründlich ausgearbeitet hatte, aber auch heftige Gegner (MAYR 1984), die die herkömmliche evolutionäre Klassifikation verteidigen. Während die Gegner des von ihnen so bezeichneten kladistischen Systems die Realität der höheren Kategorien prinzipiell verneinen, fassen deren Vertreter die höheren taxonomischen Gruppen als realhistorische, raum-zeitlich definierte „Individualität" auf. Dies erinnert wiederum an HAECKELS (1866a: 167, 198ff.) „Stämme oder Phylen ... als genealogische Individuen dritter Ordnung". Ein theoretischer Unterbau für die taxonomische Kategorisierung der Lebewelt in ihrer Gesamtheit ist auch heute noch nicht einheitlich (STEININGER 1997; s. auch Kap. 6.4).

Im 20. Jahrhundert verlagerte sich das Interesse zunehmend auf die Bestimmung des Modus der Evolution, darauf wie und warum sich neue Formen bildeten, wann und wo sie entstanden. Ab etwa 1920 vereinigten insbesondere J. HUXLEY, B. RENSCH, T. DOBZHANSKY, G. S. SIMPSON, G. L. STEBBINS und E. MAYR vorliegende Ergebnisse zur „Synthetischen Theorie der Evolution" (von einigen auch als Neodarwinismus bezeichnet), der zufolge die Evolution das Ergebnis zufälliger Mutationen in den Genen ist, die durch die natürliche Auslese erhalten bleiben (s. Beitrag HOSSFELD in diesem Band; MAYR 1984; ERBEN 1990). Das Spektrum der Evolutionsfaktoren – von HAECKEL auf Vererbung und Anpassung reduziert – erweiterte sich von der klassischen Selektion (Auslese) auf Mutation (Veränderungen des Erbgutes), Genetische Drift (Zufallsprozesse in kleinen Populationen), Rekombination, Genfluß-Bastardierung und Gentransfer. Die neuere Literatur dazu ist beinahe unüberschaubar: Der „Zoological Record" listet allein für die Jahre 1993-1997 unter dem Stichwort „Evolution" 33029 Datensätze (= Zitate) auf, davon über 3000 Bücher; schränkt man die Suche auf den Titel ein, erhält man immer noch 3869 Zitate. Über Phylogenie kann man sich in 8982, über Adaptation in 4990, über natürliche Selektion in 1989 und über Speciation in 982 Arbeiten informieren.

6.2 Die Radiolarien

6.2.1 *Biologie und Bedeutung*

Zur Beobachtung der winzigen Organismen (0,03-2 mm), die zur großen, heterogenen Gruppe der tierischen Einzeller gehören, ist ein gutes Mikroskop erforderlich. Die meisten Abbildungen zeigen die filigranen Skelette, deren Architektur früher als ausschließliche Grundlage für die Systematik diente (Abb. 3, 4). Lebende Exemplare, bei denen diese Skelette durch das Zellplasma verdeckt sind, lassen dagegen nur wenig von der inneren Organisation erkennen (Abb. 18). Dies ist auch der Grund, warum über die einzellige Organisation der Radiolarien an die 50 Jahre Unklarheit bestand. So glaubte auch HAECKEL anfänglich den Radiolarien vor allem wegen der kernhaltigen gelben Zellen (Zooxanthellen), die erst BRANDT (1881) als Symbionten erkannte, Mehrzelligkeit zuschreiben zu müssen (vgl. Diskussion in HAECKEL 1887c: 150f.). Überdies gibt es neben solitär lebenden Formen auch Gattungen, die Kolonien bilden, indem viele Zentralkapseln in einer gemeinsamen Gallerte liegen (*Sphaerozoum*, *Collozoum*), wodurch Vielzelligkeit vorgetäuscht wird.

Die Bezeichnung Strahlentierchen (Radiolarien) vermittelt einen ungefähren Begriff von ihrer Gestalt, um einen kugeligen Zellkörper erstrecken sich nämlich zahlreiche, strahlenförmig angeordnete Scheinfüßchen (Abb. 18). Stabiler Mittelpunkt eines Radiolars ist die Zentralkapsel, deren Zellplasma (Endoplasma) einen oder mehrere Zellkerne (Nukleus) enthält. Diese Zentralkapsel wird unmittelbar von einer Zellhülle (Membran) umschlossen und ist dann von einem gallertartigen Weichkörper (Rindenschicht) umhüllt, den ein Maschenwerk dünner Protoplasmafäden (Mikrofilamenten) durchzieht und in dem oft die verschiedenartigsten Einschlüsse (Ölkugeln, Kristalle) liegen. Symbiontische Algen oder Dinoflagellaten (Zooxanthellen) können den Strahlenfüßern eine bräunliche Färbung verleihen. Von einer äußeren Schicht dieses Weichkörpers, der eine mehr schaumige Struktur aufweist (Ektoplasma), entspringen die strahlenförmigen,

zumeist verästelten Scheinfüßchen (Axopodien), die die Zelloberfläche stark vergrößern und somit das Schweben im Wasser und die Nahrungsaufnahme erleichtern. Diese Scheinfüßchen können ganz oder teilweise zurückgezogen werden. Im Bereich der Kapselmembran und innerhalb der Weichkörperschicht liegt der Ansatz der Skelettbildung. Meist bestehen die Radiolarienskelette aus Kieselsäure; ihr einfachstes Bauelement hat die Form einer Nadel, und durch Zusammenschmelzen entstehen dann feste Gerüste und stabile Skelette. Diese bauen sich aus radiär verlaufenden Nadeln auf, zwischen denen Gitterkugeln angeordnet sind, wobei außerordentlich viele Kombinationsmöglichkeiten verwirklicht werden, z. B. ellipsoide, linsen-, scheiben-, walzen-, kegel- und keulenförmige Gitterschalen. Die äußersten Teile des Skeletts ragen oft aus dem Plasmakörper heraus und dienen als Schwebeeinrichtung (GRELL 1993).

Über die Ernährungsweise der Radiolarien liegen bis heute wenige Beobachtungen vor. Wahrscheinlich fangen sie mit Hilfe ihrer Scheinfüßchen andere planktische Kleinstlebewesen, wie Kieselalgen (Diatomeen), ein. Ob auch größere Objekte wie z. B. kleine Krebschen erbeutet werden, ist nicht bekannt. Die Vermehrung der Radiolarien erfolgt hauptsächlich durch ungeschlechtliche Zweiteilung, bei der sich zuerst der Kern teilt, dann die Zentralkapsel und der Weichkörper. Dabei werden die Strukturen des alten Skeletts auf beide neuen Individuen gleichmäßig aufgeteilt, so daß jedes von ihnen eine Skeletthälfte nachzubilden hat. Bei manchen Formen mit sehr festem Gehäuse verläßt eines der Tochterindividuen den vom Skelett umschlossenen Hohlraum durch eine Öffnung und bildet sein eigenes Skelett völlig neu aus. Bei manchen Arten wurde Vielfachteilung beobachtet, aus der zweigeißelige Schwärmer mit kristallinen Einschlüssen (Kristallschwärmer) hervorgehen. Über geschlechtliche Fortpflanzungsvorgänge ist von den Radiolarien kaum etwas bekannt (GÖKE 1963; GRELL 1993).

Neuere Untersuchungen zur Feinstruktur und Entwicklung sowie zur chemischen Zusammensetzung der Skelettelemente der Radiolarien haben eine Diversität gezeigt, die einen gemeinsamen Ahnen sehr unwahrscheinlich macht (FEBVRE-CHEVALIER 1990). Dementsprechend werden sie heute in drei Klassen, die Polycystinea EHRENBERG 1838, Acantharea HAECKEL 1862, und Phaeodarea HAECKEL 1879, gegliedert; „die Radiolarien" ist also kein wissenschaftlich anerkannter systematischer Name mehr, es gibt ihn nur mehr als Trivialnamen.

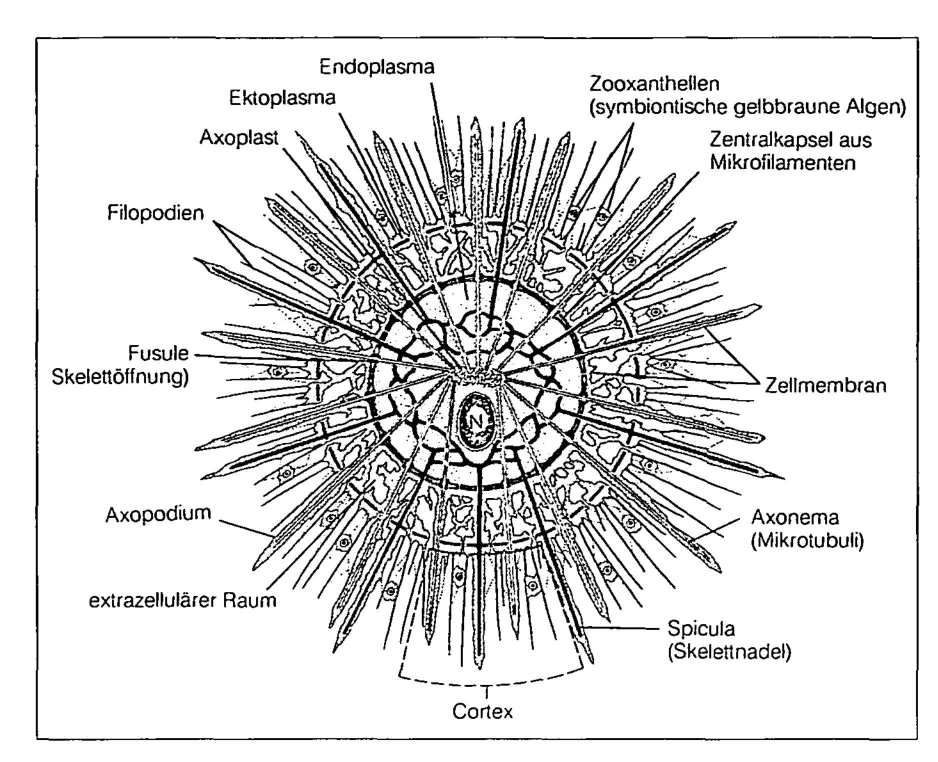


Abb. 18:
Schema einer Radiolarien-Zelle (aus MARGULIS & SCHWARTZ 1989: 115).

Die Polycystinea besitzen überaus komplizierte und oft sehr schön geformte Silikatskelette aus Nadeln und regelmäßig perforierte Schalen, die als Fossilien überdauern (Abb. 3, 5). Die Skelettelemente können mehrfach ineinander verschachtelt sein (HAUSMANN & HÜLSMANN 1996). Von den 9750 beschriebenen Arten, die zu 70 % nur fossil bekannt sind, werden derzeit 4800-5000 als gültig akkzeptiert (CORLISS 1984).

Die Acantharea oder Stern-Strahlinge, die SCHEWIAKOFF (1926) von den Radiolarien ausgrenzte, haben ein Skelett aus 10-20 radiär abstrahlenden Nadeln aus Strontiumsulfat, an denen kontraktile Myoneme (Myophrisken) ansetzen. Ihre Fähigkeit Strontium zu akkumulieren könnte zur Messung der Radioaktivität in den Ozeanen herangezogen werden (SCHREIBER 1962). Strontiumskelette bleiben, wegen ihrer leichten Löslichkeit, fossil nicht erhalten. Das Vorkommen der Myoneme repräsentiert eine einzigartige Form nichtmuskulärer Bewegung, die für Zellbiologen

von großem Interesse ist. Die Acantharea sind die kleinste Gruppe der ehemaligen Radiolarien, von denen etwa 475 Arten beschrieben, aber derzeit nur 150 Arten aus 50 Gattungen und 20 Familien anerkannt werden (CORLISS 1984; FEBVRE-CHEVALIER 1990). Die Gliederung in Ordnungen basiert auf Besonderheiten der Anordnung der Stacheln und des Lebenszyklus.

Die Phaeodarea oder Rohr-Strahlinge haben eine Zentralkapsel mit einer Haupt- und zwei Nebenöffnungen, leben meist in größeren Tiefen und enthalten daher auch keine Zooxanthellen (Abb. 4). Ihr Name leitet sich von einer charakteristischen gelb-braunen Pigmentmasse, dem Phaeodium, ab. Die Skelettnadeln sind oft hohl; die Gehäuse bestehen aus amorphem Silicium mit Beimengungen von organischen Substanzen und Spuren von Magnesium, Calcium und Kupfer. Von den 1100 beschriebenen Arten, die selten fossil gefunden wurden, werden derzeit etwa 650 als gültig akkzeptiert (CORLISS 1984). Die Einteilung in Ordnungen basiert auf Unterschieden in der Skelettmorphologie.

Abb. 19:
Fossile Radiolarien von der Insel Barbados (Kleine Antillen) im Rasterelektronenmikroskop. Fotos und Arrangement: FOISSNER.

Radiolarien leben ausschließlich marin und planktisch; sie bewohnen vor allem die oberflächennahen Schichten wärmerer (insbesondere tropischer) Meeresteile. Die Mehrzahl der Radiolarien findet sich in Tiefen bis zu 300 m; in diesem Bereich führen sie zum Teil eine tägliche Wanderung aus, die durch den zwischen Tag und Nacht wechselnden Gasgehalt des Plasmas verursacht wird (MÜLLER 1993). Unter günstigen Lebensbedingungen, z. B. wenn der Kieselsäuregehalt des Wassers durch Zufuhr vulkanischer Aschen oder SiO_2haltiger Exhaltationen vergrößert wird, bilden sie eine schleimige Schicht auf der Wasseroberfläche. Die Massenentwicklung ist stellenweise so bedeutend, daß sie eine wichtige Rolle beim Aufbau von Sedimenten spielt. Der sogenannte Radiolarienschlamm bildet sich nur dort, wo die Radiolarien beim Absinken in die Tiefe zusammen mit terrigenen Bestandteilen als Lösungsrückstand verbleiben, also zum Beispiel die ebenfalls als Plankton lebenden Kammerlingen (Foraminiferen) wegen der größeren Löslichkeit ihrer Gehäuse bereits zerstört worden sind. Der Radiolarienschlamm findet sich deshalb nur jenseits der 3750-Meter-Linie, wo er vor allem zwischen 4000-8000 m im Indischen und Stillen Ozean 2-3 % des Ozeanbodens bedeckt. Das radiolarienreichste Meeresbecken, sowohl in qualitativer als auch in quantitativer Hinsicht, ist der Pazifische Ozean. Diese Sedimente enthalten eine Fülle von Arten, was erst durch die Challenger-Expedition klar erkannt worden ist (GÖKE 1958).

Die Entwicklung der Radiolarien läßt sich bis zum Erdaltertum zurückverfolgen, sie haben bereits in kambrischen und silurischen Meeren gelebt. Von großer Wichtigkeit ist die Tatsache, daß heute viele Radiolarien leben, die in genau derselben Form auch in fossilen Radiolariten vorkommen. Lias, Dogger und Malm sind an gewissen Stellen sehr reich an fossilen Radiolarien. Zahlreiche jurassische Radiolarien lieferten die verkieselten Kopro-

lithen aus dem Lias von Hannover sowie die Abtychusschiefer von Südbayern und Tirol. Die meisten Funde fossiler Radiolarien sind in tertiären Schichten gemacht worden. Besonders im Eozän bis zum Miozän bildeten sich sehr reine Radiolarite und radiolarienführende Diatomite. Hier seien nur die Radiolarite von Barbados (Obereozän, Oceanicformation; Abb. 19), die Tripel der Mittelmeerküsten (Miozän, Torton), die Diatomite der atlantischen und pazifischen Küste Nordamerikas (Miozän bis Pleistozän), die Diatomite an den Küsten Japans (Miozän bis Pliozän), die Mergel und Diatomite von Oamaru/Neuseeland (Unteroligozän) und die bunten Tone auf den Nikobaren (Miozän) genannt. Paläozoischer Radiolarit (= Kieselschiefer) wird wegen seiner dunklen Farbe (Einschluß kohliger Substanzen) als Lydit bezeichnet (vgl. MÜLLER 1993).

6.2.2 *Forschungsschwerpunkte im 20. Jahrhundert*

Das HAECKELsche „System" ist – wie jede Klassifikation – unvollkommen, weil es für die niederen taxonomischen Kategorien nur auf der Skelettform gründet, die von einem statisch-geometrischen Standpunkt aus beurteilt wurde. Die Veränderungen des Skeletts während des individuellen Wachstums wurden nur ungenügend in Betracht gezogen, dadurch sind die ontogenetischen Stadien ein und derselben Art oftmals zu verschiedenen Arten, Gattungen und sogar Familien gestellt worden. Das System berücksichtigt ebensowenig die Konvergenzerscheinungen und die ökologische und geographische Variabilität (GÖKE 1960; KOZUR & MOSTLER 1972).

Der Einsatz verbesserter Lichtmikroskope mit Ölimmersionsobjektiven, des Transmissionselektronenmikroskops und des Rasterelektronenmikroskops brachte ab den 60er Jahren neue Impulse für die Erkundung der Morphologie, Zellbiologie und Ökologie rezenter und fossiler Radiolarien. Die Untersuchungen mit Hilfe des Transmissionselektronenmikroskops richteten sich in erster Linie auf die Klärung des Feinbaus der Zelle, die Struktur der Membranen und die Beschaffenheit der Hartteile (HOLLANDE & ENJUMET 1960; HOLLANDE et al. 1965; CACHON & CACHON 1971a, b, 1972a, b, c, 1976a, b, 1977, 1978a, 1985; SCARLATO & LIPMAN 1979; WEVER & RIEDEL 1979; FEBVRE-CHEVALIER 1990). Das Rasterelektronenmikroskop revolutionierte die Erforschung der Oberflächen und der Feinstruktur der Gehäuse (z. B. HELMCKE & BACH 1990; Abb. 19). Die zusätzliche Berücksichtigung zellbiologischer und feinstruktureller Merkmale führte zu moderneren Systemvorschlägen (HOLLANDE & ENJUMET 1960; CACHON & CACHON 1968, 1971a, b, 1972a-c; PETRUSHEVSKAYA 1981), die jedoch in vielen Aspekten den HAECKELschen Befunden ähneln. Alle Autoren nach HAECKEL konnten letztendlich nur auf Lücken in seinem System hinweisen oder Teilverbesserungen bringen, denn keiner hat nach ihm so umfassendes Material bearbeitet (LEE et al. 1985).

Neben den methodischen Verbesserungen

Tab. 1:
Gattungsnahmen zu Ehren von HAECKEL.

Jahr	Genus	Autor	Tiergruppe
1863	*Haeckelia*	CARUS	Nesseltier
1875	*Haeckelina*	BESSELS	Protozoon
1879	*Haeckelina*	MERESCHKOWSKI	Protozoon
1887	*Haeckeliana*	MURRAY in HAECKEL	Protozoon
1901	*Ernestohaeckelia*	AMEGHINO	Säugetier
1904	*Haeckelia*	KIRKALDY	Insekt
1912	*Haeckeliania*	GIRAULT	Insekt
1937	*Haeckelella*	KHABAKOV	Protozoon
1960	*Haeckeliella*	HOLLANDE & ENJUMET	Protozoon
1980	*Haeckelicyrtium*	KOZUR & MOSTLER	Protozoon

Tab. 2:
Artnahmen zu Ehren von HAECKEL.

Jahr	Art	Autor	Gruppe
1868	*Bathybius haeckeli*	HUXELY	Anorganisch
1882	*Podocoryne haeckeii*	HAMANN	Nesseltier
1884	*Pseudorhiza haeckeli*	HAACKE	Nesseltier
1885	*Podocapsa haeckelii*	RÜST	Radiolarie
1886	*Glossonia haeckeli*	GOETTE	Nesseltier
1889	*Riedelipyle haeckeli*	(DREYER) KOZUR & MOSTLER 1980	Radiolarie
1891	*Hemidiptera haeckelii*	LÉON	Insekt
1892	*Lucernaria haeckeli*	ANTIPA	Nesseltier
1892	*Lucernosa haeckeli*	ANTIPA	Nesseltier
1893	*Pantachogon haeckeli*	MAAS	Nesseltier
1897	*Margelopsis haeckeli*	HARTLAUB	Nesseltier
1902	*Protiaria haeckeli*	HARGITT	Nesseltier
1904	*Kalligramma haeckeli*	WALTHER	Insekt
1910	*Liriope haeckeli*	MAYER	Nesseltier
1914	*Sarsia haeckeli*	BIGELOW	Nesseltier
1930	*Lithocampe haeckelii*	PANTANELLI	Radiolarie
1972	*Veghicyclia haeckeli*	KOZUR & MOSTLER	Radiolarie
1980	*Tetraporobrachia haeckeli*	KOZUR & MOSTLER	Radiolarie
1986	*Archaeopyramisa haeckeli*	CHENG	Radiolarie
1987	*Poulpus haeckeli*	YEH	Radiolarie
1989	*Supervallupus haeckeli*	YANG & PESSAGNO	Radiolarie
1990	*Palaeosaturnalis haeckeli*	KOZUR & MOSTLER	Radiolarie

Tab. 3:
In Österreich wurden seit 1978 57 neue Radiolarien-Gattungen entdeckt.

Angulocircus LAHM 1984
Archaeotritrabs STEIGER 1992
Astrocentrus KOZUR & MOSTLER 1980
Austrisaturnalis KOZUR & MOSTLER 1972
Baloghisphaera KOZUR & MOSTLER 1980
Carinacyclia KOZUR & MOSTLER 1972
Collicyrtidium STEIGER 1992
Complexapora KIESSLING & ZEISS 1992
Deflandrecyrtium KOZUR & MOSTLER 1980
Diactoma STEIGER 1992
Dreyericyrtium KOZUR & MOSTLER 1980
Dreyeropyle KOZUR & MOSTLER 1980
Dumitricasphaera KOZUR & MOSTLER 1980
Eonapora KOZUR & MOSTLER 1980
Favosyringium STEIGER 1992
Goestlingella KOZUR & MOSTLER 1980
Haeckelicyrtium KOZUR & MOSTLER 1980
Heliosaturnalis KOZUR & MOSTLER 1972
Helocingulum STEIGER 1992
Hexaporobrachia KOZUR & MOSTLER 1980
Hexapylomella KOZUR & MOSTLER 1980
Hexatortilisphaera KOZUR & MOSTLER 1996
Hindeosphaera KOZUR & MOSTLER 1980
Japonisaturnalis KOZUR & MOSTLER 1972
Kahlerosphaera KOZUR & MOSTLER 1980
Multiarcusella KOZUR & MOSTLER 1980
Nazarovella KOZUR & MOSTLER 1980
Nodotetraedra STEIGER 1992
Octosaturnalis KOZUR & MOSTLER 1990
Oertlisphaera KOZUR & MOSTLER 1980
Palaeosaturnalis DONOFRIO & MOSTLER 1978
Parapodocapsa STEIGER 1992
Parapoulpus KOZUR & MOSTLER 1980
Parasaturnalis KOZUR & MOSTLER 1972
Parentactinosphaera KOZUR & MOSTLER 1980
Pentaspongodiscus KOZUR & MOSTLER 1980
Pessagnollum KOZUR & MOSTLER 1996
Praeacanthocircus KOZUR & MOSTLER 1986
Praecitriduma KOZUR 1986
Praedruppatractylis KOZUR & MOSTLER 1980
Praeheliostaurus KOZUR & MOSTLER 1972
Praeorbiculiformella KOZUR & MOSTLER 1978
Praetrigonocyclia KOZUR & MOSTLER 1972
Pseudoheliodiscus KOZUR & MOSTLER 1972
Pseudosaturniforma KOZUR & MOSTLER 1980
Ruesticyrtium KOZUR & MOSTLER 1980
Sanfilippoella KOZUR & MOSTLER 1980
Spongosaturnaloides KOZUR & MOSTLER 1972
Tetrarectangulum STEIGER 1992
Tetraspongodiscus KOZUR & MOSTLER 1980
Triassoastrum KOZUR & MOSTLER 1978
Triassocyrtium KOZUR & MOSTLER 1980
Trimiduca KOZUR & MOSTLER 1980
Veghicyclia KOZUR & MOSTLER 1972
Vinassaspongus KOZUR & MOSTLER 1980
Weverella KOZUR & MOSTLER 1980
Zhamojdasphaera KOZUR & MOSTLER 1980

Tab. 4:
In Österreich wurden seit 1978 238 neue Radiolarien-Arten entdeckt.

Acaeniotyle tuberosa STEIGER 1992
Acanthocircus angustus DONOFRIO & MOSTLER 1978
Acanthocircus breviaculeatus DONOFRIO & MOSTLER 1978
Acanthocircus longispinosus DONOFRIO & MOSTLER 1978
Acanthocircus squinaboli DONOFRIO & MOSTLER 1978
Acanthocircus tuberosus DONOFRIO & MOSTLER 1978
Acanthosphaera austriaca KOZUR & MOSTLER 1980
Acanthosphaera carterae KOZUR & MOSTLER 1996
Acanthosphaera nicorae KOZUR & MOSTLER 1996
Acanthosphaera reiflingensis LAHM 1984
Acanthosphaera mocki KOZUR & MOSTLER 1980
Acanthosphaera multispinosa KOZUR & MOSTLER 1980
Angulobracchia heteroporata STEIGER 1992
Angulobracchia latifolia STEIGER 1992
Angulobracchia media STEIGER 1992
Angulobracchia mediopulvilla STEIGER 1992
Angulobracchia trifolia STEIGER 1992
Angulocircus laterospinosus LAHM 1984
Angulocircus longispinosus LAHM 1984
Angulocircus multispinosus LAHM 1984
Archaeospongoprunum tricostatum STEIGER 1992
Archaeotritrabs gracilis STEIGER 1992
Astrocentrus pulcher KOZUR & MOSTLER 1980
Austrisaturnalis koeveskalensis MOSTLER & KRAINER 1994
Austrisaturnalis quadriradiatus KOZUR & MOSTLER 1972
Austrisaturnalis spinosus KOZUR 1986
Austrisaturnalis spinosus KOZUR & MOSTLER 1986
Baloghisphaera kovacsi KOZUR & MOSTLER 1980
Capuchnosphaera deweveri KOZUR & MOSTLER 1980
Carinacyclia costata KOZUR & MOSTLER 1972
Cenosphaera parvispinosa KOZUR & MOSTLER 1996
Collicyrtidium rubetum STEIGER 1992
Complexapora tirolica KIESSLING & ZEISS 1992
Conosphaera transita KOZUR & MOSTLER 1980
Deflandrecyrtium popofskyi KOZUR & MOSTLER 1980
Diactoma curvata STEIGER 1992
Dictyocoryne zapfei KOZUR & MOSTLER 1978
Dictyocoryne mocki KOZUR & MOSTLER 1978
Dreyericyrtium curvatum KOZUR & MOSTLER 1980
Dumitricasphaera goestlingensis KOZUR & MOSTLER 1980
Dumitricasphaera latispinosa KOZUR & MOSTLER 1980
Dumitricasphaera planustyla LAHM 1984
Emiluvia pessagnoi multipora STEIGER 1992
Emiluvia tecta STEIGER 1992
Emiluvia tecta decussata STEIGER 1992
Emiluvia tecta diagonalis STEIGER 1992
Entactinosphaera triassica KOZUR & MOSTLER 1980
Entactinosphaera simoni KOZUR & MOSTLER 1980
Entactinosphaera zapfei KOZUR & MOSTLER 1980
Eonapora curvata KOZUR & MOSTLER 1980
Eonapora pulchra KOZUR & MOSTLER 1980
Favosyringium adversum STEIGER 1992
Favosyringium quadriaculeatum STEIGER 1992
Goestlingella cordevolica KOZUR & MOSTLER 1980
Gongylothorax marmoris KIESSLING & ZEISS 1992
Haeckelicyrtium austriacum KOZUR & MOSTLER 1980
Haeckelicyrtium spinosum KOZUR & MOSTLER 1980
Hagiastrum baloghi KOZUR & MOSTLER 1978
Hagiastrum goestlingense KOZUR & MOSTLER 1978
Hagiastrum karnicum KOZUR & MOSTLER 1978
Hagiastrum longispinosum KOZUR & MOSTLER 1978
Hagiastrum obesum KOZUR & MOSTLER 1978
Hagiastrum triassicum KOZUR & MOSTLER 1978

Halesium bipartitum Steiger 1992
Halesium irregularis Steiger 1992
Heliosaturnalis longispinosus Kozur & Mostler 1972
Heliosaturnalis magnus Kozur & Mostler 1972
Heliosaturnalis transitus Kozur & Mostler 1972
Heliosaturnalis imperfectus Kozur & Mostler 1972
Heliosoma carinata Kozur & Mostler 1980
Heliosoma ehrenbergi Kozur & Mostler 1980
Heliosoma minima Kozur & Mostler 1980
Heliosoma problematica Lahm 1984
Heptacladus anisicus Kozur & Mostler 1996
Hexalonche bragini Kozur & Mostler 1996
Hexaporobrachia riedeli Kozur & Mostler 1980
Hexapylomella carnica Kozur & Mostler 1980
Hexapyramis triassica Kozur & Mostler 1980
Hexastylus carnicus Kozur & Mostler 1980
Hexatortilisphaera aequisoinosa Kozur & Mostler 1996
Hindeosphaera austriaca Kozur & Mostler 1980
Hindeosphaera foremanae Kozur & Mostler 1980
Hindeosphaera goestlingensis Kozur & Mostler 1980
Hindeosphaera bispinosa Kozur & Mostler 1980
Homoeoparonaella asymmetrica Kozur & Mostler 1991
Hozmadia latispinosa Kozur & Mostler 1996
Hozmadia reticulospinosa Kozur & Mostler 1996
Hozmadia rotundispinosa Kozur & Mostler 1996
Hungarosaturnalis latimarginatus Mostler & Krainer 1994
Hungarosaturnalis praeheliosaturoides Mostler & Krainer 1994
Hungarosaturnalis tenuis Mostler & Krainer 1994
Kahlerosphaera longispinosa Kozur & Mostler 1980
Kahlerosphaera parvispinosa Kozur & Mostler 1980
Karnospongella trispinosa Lahm 1984
Livinallongella lahmi Kozur & Mostler 1996
Katroma tetrastyla Steiger 1992
Mirifusus mediodilatatus globosus Steiger 1992
Multiarcusella muelleri Kozur & Mostler 1980
Multiarcusella spinosa Kozur & Mostler 1980
Nazarovella tetrafurcata Kozur & Mostler 1980
Nodotetraedra barmsteinensis Steiger 1992
Obesacapsula bullata Steiger 1992
Octosaturnalis carinatus Kozur & Mostler 1990
Oertlisphaera magna Kozur & Mostler 1980
Ornatisaturnalis inflatus Mostler & Krainer 1994
Ornatisaturnalis ingridae Mostler & Krainer 1994
Ornatisaturnalis multilobatus Mostler & Krainer 1994
Ornatisaturnalis quadrispinosus Mostler & Krainer 1994
Ornatisaturnalis translatus Mostler & Krainer 1994
Palaeosaturnalis artus Donofrio & Mostler 1978
Palaeosaturnalis latimarginatus Donofrio & Mostler 1978
Palaeosaturnalis levis Donofrio & Mostler 1978
Palaeosaturnalis tenuispinosus Donofrio & Mostler 1978
Palaeosaturnalis validus Donofrio & Mostler 1978
Pantanellium globulosum Steiger 1992
Pantanellium nodaculeatum Steiger 1992
Parapodocapsa furcata Steiger 1992
Parapoulpus oertlii Kozur & Mostler 1980
Parapoulpus parviaperturus Kozur & Mostler 1980
Parasaturnalis (Japonisaturnalis) multiperforatus Kozur & Mostler 1972
Parentactinosphaera oertlii Kozur & Mostler 1980
Parentactinosphaera longispinosa Kozur & Mostler 1980
Paronaella tubulata Steiger 1992
Parvicingula sphaerica Steiger 1992
Pentactinocapsa multispinosa Kozur & Mostler 1996
Pentaspongodiscus spinosus Kozur & Mostler 1980
Pentaspongodiscus tortilis Kozur & Mostler 1980
Pessagnollum multispinosum Kozur & Mostler 1996
Podobursa triacantha hexaradiata Steiger 1992
Podobursa triacantha octaradiata Steiger 1992
Podobursa triacantha tetraradiata Steiger 1992
Podocyrtis concentrica Steiger 1992
Poulpus reschi Kozur & Mostler 1980
Praecanthocircus carnicus Kozur & Mostler 1986
Praecitriduma mostleri Kozur 1986
Praedruppatractylis pessagnoi Kozur & Mostler 1980
Praeflustrella ruesti Kozur & Mostler 1978
Praeheliostaurus goestlingensis Kozur & Mostler 1972
Praeheliostaurus levis Kozur & Mostler 1972
Praeheliostaurus multidentatus Lahm 1984
Praeorbiculiformella goestlingensis Kozur & Mostler 1978
Praeorbiculiformella karnica Kozur & Mostler 1978
Praeorbiculiformella latimarginata Kozur & Mostler 1978
Praeorbiculiformella plana Kozur & Mostler 1978
Praeorbiculiformella polyspinosa Kozur & Mostler 1978
Praeorbiculiformella vulgaris Kozur & Mostler 1978
Pseudoheliodiscus donofrioi Kozur & Mostler 1986
Pseudoheliodiscus riedeli Kozur & Mostler 1972
Pseudoheliodiscus interruptus Kozur & Mostler 1986
Pseudosaturniforma carnica Kozur & Mostler 1980
Pseudosaturniforma latimarginata Kozur & Mostler 1980
Rhopalodictyum claviformis Kozur & Mostler 1978
Rhopalodictyum fragilis Kozur & Mostler 1978
Rhopalodictyum glaber Kozur & Mostler 1978
Rhopalodictyum hirsutum Kozur & Mostler 1978
Rhopalodictyum nudum Kozur & Mostler 1978
Rhopalodictyum parvispinosum Kozur & Mostler 1978
Rhopalodictyum reiflingensis Kozur & Mostler 1978
Rhopalodictyum robustum Kozur & Mostler 1978
Rhopalodictyum suborbiformis Kozur & Mostler 1978
Rhopalodictyum trammeri Kozur & Mostler 1978
Ruesticyrtium rieberi Kozur & Mostler 1980
Sanfilippoella tortilis Kozur & Mostler 1980
Saturnalis subquadratus Donofrio & Mostler 1978
Sethocapsa accincta Steiger 1992
Sethocapsa polyedra Steiger 1992
Spongechinus triassicus Kozur & Mostler 1980
Spongechinus latispinosus Kozur & Mostler 1980
Spongosaturnalis (Spongosaturnaloides) quinquespinosa Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis bifidus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis bipartitus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis brevispinosus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis convertus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis elegans Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis fissa Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis fluegeli Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis gracilis Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis heisseli Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis kahleri Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis karnicus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis latifolia Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis latus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis multidentatus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis pannosus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis primitivus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis pseudosymmetricus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis quadriradiatus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis rotundus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis triassicus Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnalis zapfei Kozur & Mostler 1972
Spongosaturnaloides multidentatus Kozur & Mostler 1986
Spongosaturnaloides trispinosus Kozur & Mostler 1986
Spongosilicarmiger transitus laevis Kozur & Mostler 1996
Spongosilicarmiger terebrus Kozur & Mostler 1996

Spongostephanidium austriacum KOZUR & MOSTLER 1996
Spongostylus aequicurvistylus LAHM 1984
Spongostylus carnicus KOZUR & MOSTLER 1980
Spongostylus nakasekoi KOZUR & MOSTLER 1996
Spongostylus tortilis KOZUR & MOSTLER 1980
Spongostylus tricostatus KOZUR & MOSTLER 1996
Spongostylus trispinosus KOZUR & MOSTLER 1980
Spongotripus triassicus KOZUR & MOSTLER 1980
Squinabolella longispinosa KOZUR & MOSTLER 1980
Stauracanthocircus poetschensis KOZUR & MOSTLER 1990
Staurolonche praegranulosa KOZUR & MOSTLER 1996
Staurosphaera trispinosa KOZUR & MOSTLER 1980
Staurosphaera fluegeli KOZUR & MOSTLER 1980
Stylosphaera goestlingensis KOZUR & MOSTLER 1980
Stylosphaera nazarovi KOZUR & MOSTLER 1980
Syringocapsa bulbosa STEIGER 1992
Syringocapsa coronata STEIGER 1992
Tetraporobrachia haeckeli KOZUR & MOSTLER 1980
Tetrarectangulum poratum STEIGER 1992
Tetrarectangulum spinosum STEIGER 1992
Tetraspongodiscus longispinosus KOZUR & MOSTLER 1980
Triactoma longispinosum KOZUR & MOSTLER 1980
Triassistephanidium anisicum KOZUR & MOSTLER 1996
Triassoastrum transitum KOZUR & MOSTLER 1978
Triassocyrtium hamatum KOZUR & MOSTLER 1980
Trimiduca hexabrachia KOZUR & MOSTLER 1980
Tritrabs ewingi minima STEIGER 1992
Veghicyclia austriaca KOZUR & MOSTLER 1972
Veghicyclia globosa KOZUR & MOSTLER 1972
Veghicyclia goestlingensis KOZUR & MOSTLER 1972
Veghicyclia haeckeli KOZUR & MOSTLER 1972
Veghicyclia multispinosa KOZUR & MOSTLER 1972
Veghicyclia pauciperforata KOZUR & MOSTLER 1972
Veghicyclia pulchra KOZUR & MOSTLER 1972
Veghicyclia reiflingensis KOZUR & MOSTLER 1972
Veghicyclia robusta KOZUR & MOSTLER 1972
Veghicyclia tenuis KOZUR & MOSTLER 1972
Vinassaspongus discoidalis KOZUR & MOSTLER 1980
Vinassaspongus subsphaericus KOZUR & MOSTLER 1980
Welirella mesotriassica KOZUR & MOSTLER 1996
Weverella tetrabrachiata KOZUR & MOSTLER 1980
Weverisphaera anisica KOZUR & MOSTLER 1996
Zhamojdasphaera latispinosa KOZUR & MOSTLER 1980
Zhamojdasphaera proceruspinosa LAHM 1984

sind auch neue Fragestellungen in der Ozeanographie für die wachsende Bedeutung der Radiolarien verantwortlich. Insbesondere die Rolle der Kieselsäure als Mangelstoff im Meerwasser ist insofern interessant, als die abgelagerten Mengen von Kieselorganismen wie Radiolarien, Schwammnadeln, Silicoflagellaten und Kieselalgen (Diatomeen) besonders empfindliche Anzeiger für Meeresströmungen, Stofftransport, Sedimentationsraten und wechselnde chemische Verbindungen in den Ozeanen darstellen (SCHREIBER 1962; CASEY 1977; KLING 1979; KLING & BOLTOVSKOY 1995). Das „Deep Sea Drilling Project/Ocean Drilling Programm" hat in den vergangenen Jahren gezeigt, wie gut die Erkenntnisse bei rezenten Radiolarien auf fossile Formen übertragen werden können, so z. B. die Aufstellung einer biochorologischen Gliederung vom rezenten bis in das Alttertiär (GOLL 1978, 1980; EMPSON-MORIN 1981). Bei den Bemühungen um die biostratographische Nutzbarkeit der Radiolarien werden zwei unterschiedliche Ansätze verfolgt (DEFLANDRE 1953; NIGRINI & MOORE 1979; DIERSCHE 1980; NIGRINI & LOMBART 1984; KOZUR & MOSTLER 1994, 1996; HOLLIS 1997): 1. Die Auffindung einzelner Leitformen (PESSAGNO et al. 1984); 2. die Nutzung regionaler und überregionaler Faunenassoziationen (BAUMGARTNER 1980, 1984; BRAUN 1990; CARTER 1993; JUD 1994; SCHWARTZAPFEL & HOLDSWORTH 1996). Das Wissen über die Verbreitung und Individuendichte sowie die Lebensweise, insbesondere im Zusammenhang mit Symbionten, und die Vermehrung von Radiolarien konnte ebenfalls stark vertieft werden (RIEDEL 1967a, b; MASSERA-BOTTAZZI et al. 1971; ANDERSON 1983; MASSERA-BOTTAZZI & ANDREOLI 1974, 1975, 1982; FEBVRE 1977; FEBVRE & FEBVRE-CHEVALLIER 1979; BJORKLUND et al. 1984; TAKAHASHI 1991; STEIGER 1992).

Hinsichtlich der Phylogenese der Radiolarien, die HAECKEL (z. B. noch 1894) von den Sonnentierchen (Heliozoen) ableitete, wird heute die Ansicht von CHATTON (1925) als die wahrscheinlichere angesehen. Er leitet die Gruppen von den Dinoflagellaten ab. Dies wird durch zytologische Untersuchungen gestützt, da die rezenten Flagellaten-Gattungen *Gymnaster* und *Gyrodinium* sowohl ein

Kieselskelett als auch eine Zentralkapsel aufweisen (MÜLLER 1993).

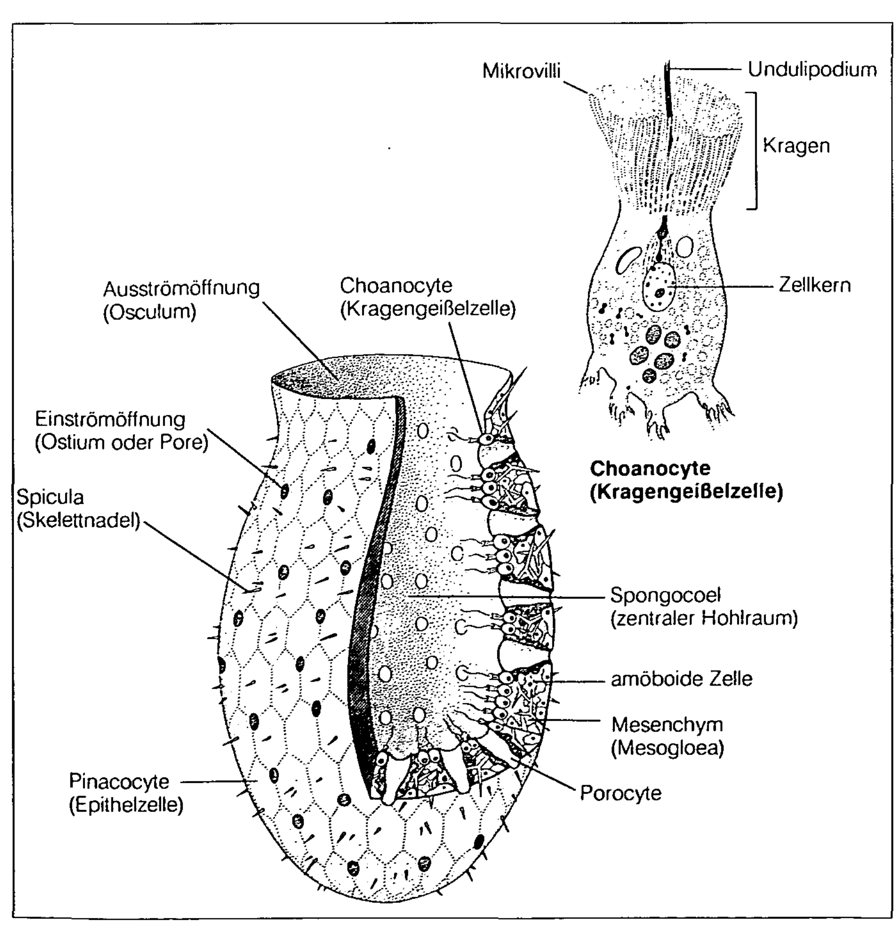
In den vergangenen 20 Jahren erschienen 12 Arbeiten mit Beschreibungen von mehr als 200 neuen Radiolarienarten, davon 57 neue Gattungen, die allein in Österreich entdeckt wurden (Tab. 3, 4; KOZUR & MOSTLER 1972, 1978, 1979, 1980, 1986, 1990, 1996; DONOFRIO & MOSTLER 1978; FLÜGEL & HUBAUER (1984); LAHM 1984; KOZUR 1979, 1984, 1986; KIESSLING & ZEISS 1992; STEIGER 1992; MOSTLER & KRAINER 1994; KOZUR et al. 1996). In sechs weiteren Veröffentlichungen finden sich Österreich-Nachweise bekannter Arten (MOSTLER 1978; FLÜGEL & MEIXNER 1972; HOLZER 1980; FAUPL & BERAN 1983; MANDL & ONDREJICKOVA 1993; OZVOLDOVA & FAUPL 1993). Weltweit wurden von 1985-1996 1281 Arbeiten veröffentlicht, wovon 239 (18,6 %) Artikel taxonomischen Inhalts sind; pro Jahr werden zuweilen bis zu 400 neue Arten beschrieben (Abb. 39-41). Lediglich 4 % befassen sich mit nicht-fossilem Material. Bis in jüngste Zeit werden Radiolarien-Arten und -Gattungen zu Ehren von HAECKEL benannt (Tab. 1, 2). Zahlreiche ergänzende Untersuchungen erlauben eine verbesserte Diagnose von Gattungen und/oder Arten, die HAECKEL entdeckt hat (KOZUR & MOSTLER 1972, 1978, 1980, 1981, 1983, 1990; GOLL 1978, 1979, 1980; RESHETNYAK & RUNEVA 1978; BJORKLUND & GOLL 1979; BAUMGARTNER 1980; GOLL & BJORKLUND 1980, 1985; SANFILIPPO & RIEDEL 1980; EMPSON-MORIN 1981; PETRUSHEVSKAJA 1981; BJORKLUND et al. 1984; PESSAGNO et al. 1984, 1989; WEVER 1984; KOZUR 1986; CAULET & NIGRINI 1988; CHENG 1986; YEH 1987; NIGRINI & CAULET 1988; DUMITRICA 1989; YANG & PESSAGNO 1989; CHEN-MUHONG 1990; NISHIMURA 1990; TAN-ZHIYAN & CHEN-MUHON 1990; TAKAHASHI 1991; HASLETT 1994; MORLEY & NIGRINI 1995; HULL 1996; HOLLIS 1997; O'CONNOR 1997). In anderen Fällen wird die Einziehung von Namen vorgeschlagen, weil sich die Arten als nicht unterscheidbar erwiesen haben (KOZUR & MOSTLER 1978; BOLTOVSKY & RIEDEL 1980; PESSAGNO & BLOME 1980; PETRUSHEVSKAYA 1981; DUMITRICA 1986; LOMBARI & LAZARUS 1988; WIDZ & WEYER 1993; O'DOGHERTY 1994). In Summe betrifft das an die 50 emendierte Gattungen in ca. 36 Arbeiten; insgesamt wenig in Anbetracht der beinahe 2000 Radiolarien-Gattungen, die HAECKEL geschaffen hat. Wieviele der insgesamt 11.000 Arten anerkannt werden können, ist derzeit noch Schätzungen überlassen (z. B. CORLISS 1984; s. oben); es bleibt also noch viel zu tun, um entscheidende bzw. ergänzende Daten zur Morphologie, Entwicklungsbiologie, Ökologie und Phylogenie dieser tierischen Einzeller zu bekommen.

6.3 Die Schwämme

6.3.1 *Biologie und Bedeutung*

Schwämme haben weder Sinnes- noch Nerven- noch Muskelzellen, sind ohne Symmetrie, besitzen keine Organe, haften fast unbeweglich am Grund und stellen mit ihrem lockeren Zellverband eine Stufe der Entwicklung dar, die zwischen den tierischen Einzellern (Protozoen) und Gewebetieren (Meta-

Abb. 20: Schnittbild eines Schwammes und einer Kragengeißelzelle (Choanocyte) (aus MARGULIS & SCHWARTZ 1989: 173).



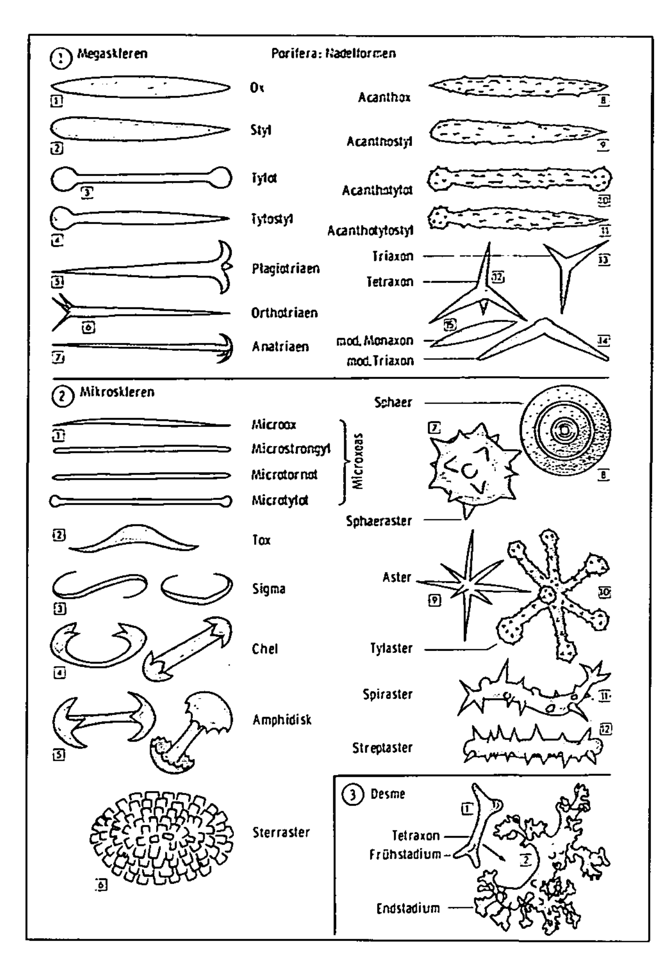


Abb. 21:
Nadelformen der Schwämme (aus MÖHN 1984: 424).

zoen) zu vermitteln scheint (Abb. 20). Der Schwammkörper ist eine Aggregation meist undifferenzierter Zellen (Archaeocyten oder Wanderzellen), die sich in andere Zelltypen umwandeln können. Zudem sind die Schwammzellen zum Ortswechsel innerhalb des Körpers befähigt, d. h. neben einem Funktionswechsel der Zelle kann es auch zu einer Lageveränderung kommen (BRÜMMER et al. 1994). Einzigartig innerhalb der Metazoen ist das Wasserleitungssystem mit Kragengeißelzellen (Abb. 20) für Atmung und Ernährung.

Der weiche Körper der Schwämme wird fast immer durch ein Skelett gestützt. Es setzt sich aus Einzelelementen, den Skleriten, zusammen, die entweder aus kohlensaurem Kalk (Calcium-Karbonat $CaCO_3$) oder aus Kieselsäure (SiO_2) gebildet werden. Die mineralischen Skelett-Elemente zeigen sehr unterschiedliche Formen, sind häufig lang und spitz, bei Berührung stechend und werden deswegen Nadeln (Spicula) genannt (Abb. 21). Die organischen Skelett-Elemente bestehen aus Spongin, einem verhärteten, dem Kollagen nahe verwandten Stoff, das in Fasernetzen dem Körper seine Gestalt verleiht; das bekannteste ist das Spongin-Skelett der Badeschwämme (GRAßHOFF 1992b; Abb. 26).

Nach Vorhandensein oder Fehlen der mineralischen Substanzen werden drei Gruppen der Schwämme unterschieden: Die Kalkschwämme (Calcarea) haben nur Kalksklerite (Abb. 23), die Horn-Kiesel-Schwämme (Demospongea) besitzen Kieselsklerite und oft ausgedehnte Mengen von Sponginfasern (Abb. 24-27) und die Glasschwämme (Hexactinellidea) haben Kieselnadeln eines speziellen Typs und wenig Spongin (GRAßHOFF 1992b). Für die Taxonomie der Porifera sind die Sklerite von allergrößter Bedeutung, weil viele Arten durch ihr einförmiges Erscheinungsbild (Habitus) keine anderen Unterscheidungsmöglichkeiten bieten, andere aber individuell und je nach Standort ganz verschiedene Gestalt annehmen. Die Sklerite dagegen haben meist artspezifische und konstante Gestalt. Für den Paleontologen, dem ja keine Weichteile zur Verfügung stehen, sind es die einzigen brauchbaren taxonomischen Merkmale (KILIAN 1993).

Wachstum und Alter der Schwämme sind sehr variabel. Manche Arten sind wenige Millimeter hoch, andere erreichen einen Durchmesser von 2 m (*Spheciospongia vesparia*). Zwischen dem Standort eines Schwammes und seinem Habitus bestehen direkte Beziehungen. So werden in strömungsexponierten Bereichen flache, krustenartige Polster und Überzüge ausgebildet. Im Gegensatz dazu kommt es in strömungsberuhigten Bereichen zu Röhren und Trichtern, die verzweigt sein und erhebliche Ausmaße erreichen können (BRÜMMER et al. 1994). Die Lebensdauer reicht von etwa 7 Monaten bei Süßwasserschwämmen (Abb. 27) und vielen Kaltwasser-Kalkschwämmen, bis zu 500 Jahren, z. B. bei tropischen Riffschwämmen oder Tiefseeschwämmen (VAN SOEST 1996).

Die marinen Schwämme besiedeln vor allem die Küstenregionen bis zu Tiefen von etwa 50 m. Kalkschwämme bevorzugen feste Unterlagen, während Horn-, Kieselschwämme (95 % aller rezenten Schwammarten) sich an vielerlei Substraten, wie Fels, Steine, Sand, Schalen u. ä., festzuheften vermögen (MÖHN 1984). Kalkschwämme besiedeln vorwiegend flache Küstenbereiche bis zu Tiefen von etwa 100 m; bevorzugt wird eine Region mit Wassertiefen von 10-15 m. Diese flachen Uferzonen dürften den primären Lebensraum der Schwämme darstellen. Demspongea haben ihre Hauptverbreitung in Wassertiefen von 30-200 m; darüber hinaus dringen nur noch wenige Schwamm-Arten vor. Eine Ausnahme bilden die Glasschwämme; sie sind ausgesprochene Tiefseebewohner und erreichen Tiefen bis zu 5900 m. Am häufigsten leben sie in dem Bereich von 500-1000 m. Hexactinelliden benötigen weichen Schlamm, um sich darin mit Hilfe von Nadelbündeln verankern zu

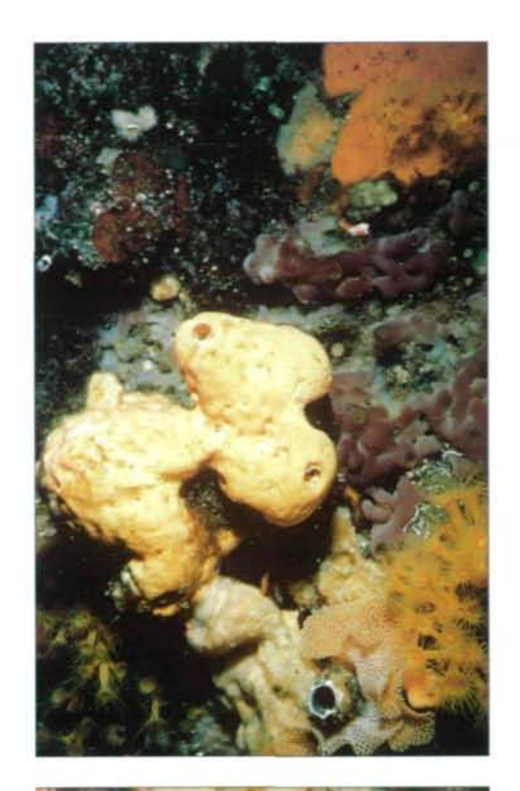








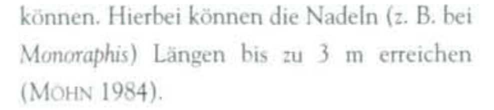
Abb. 22-25:
Schwämme aus dem Mittelmeer.

22: ***Agelas babularis*** **(orange) und** ***Oscarella lobularis*** **(violett).**

23: ***Clathrina cerebrum*** **wurde von HAECKEL (1872a) entdeckt und als** ***Ascaltis cerebrum*** **beschrieben.**

24: ***Spongia nitens.***

25: ***Ircinia oros.*** **Fotos: VACELET.**



können. Hierbei können die Nadeln (z. B. bei *Monoraphis*) Längen bis zu 3 m erreichen (MÖHN 1984).

Riffbildung konnte bei rezenten Schwämme nur selten beobachtet werden, findet sich aber bei den fossilen Vertretern stellenweise häufig (MÜLLER 1993). Erhaltungsfähig sind die kalkigen (seit Devon) und kieseligen (seit Kambrium) Schwammnadeln von überaus großer Formfülle. Unter günstigen Erhaltungsumständen sind ganze Individuen fossil überliefert (verkalkt, eingekieselt oder als ausgefüllte Hohlformen). Gesteinsbildend traten sie mit den Schwammriffen im Jura Schwabens auf.

Von den 5000 Schwammarten, die weltweit vorkommen, leben nur 120 Arten im Süßwasser, in Mitteleuropa sind 8 bis 10 Arten der Familie Spongillidae (Süßwasserschwäm-

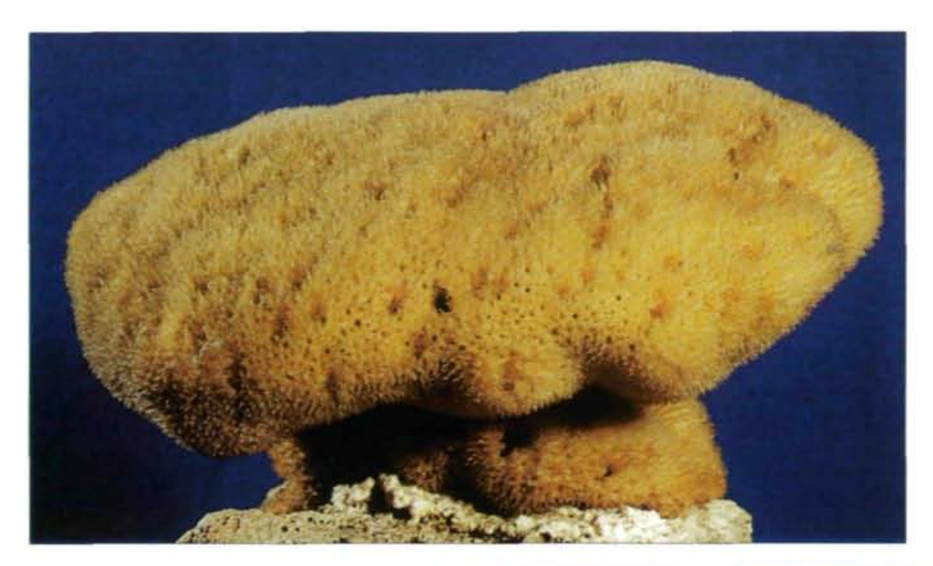


Abb. 26:
Der Badeschwamm *Spongia officinalis*.
Foto: PLASS.



Abb. 27:
Süßwasserschwamm mit Endosymbionten aus dem Traun-Fluß in Oberösterreich. Foto: BLATTERER.

me) zu finden. Sie bilden meist bräunliche bis grünliche Überzüge auf Steinen und Holz (Abb. 27). Ihre Wuchsform kann krusten-, seltener geweihartig sein. Die Süßwasserschwämme stellen an ihre Umgebung keine großen Anforderungen. Sie sind gegenüber schwankenden Temperaturen widerstandsfähig und benötigen auch keine besondere Strömung, lediglich ein gewisses Nahrungsangebot muß vorhanden sein. Für die Bestimmung ist besonders die Benadelung der ungeschlechtlich gebildeten Brutknopsen (Gemmulae; s. unten) von Bedeutung. Man findet sie im Winter im Gewebe der Schwämme eingelagert. Zur Bestimmung wird ein Stück Gewebe zerzupft und im Lichtmikroskop betrachtet (SCHMEDTJE & KOHMANN 1992).

Als Nahrung dienen im Wasser schwebende Partikel, wie organischer Abfall (Detritus), Kleinalgen und Bakterien. In Flachwasser-Schwämmen können Endosymbionten leben (Zooxanthellen, Cyanobakterien; Abb. 27), die die Nahrungsbasis durch Abgabe ihrer Assimilationsprodukte erweitern (GRAßHOFF 1992a). Schwämme sind nichtselektive Filtrierer, d. h. sie strudeln sämtliches Umgebungswasser ein. Eine mechanische Größenselektion erfolgt durch die Öffnungsweite der Poren (Abb. 17), die bei etwa 50 µm liegt, sowie durch die Geißelkragen, die eine Filtriernetz mit ca. 0,2 µm Maschenweite aufbauen (BRÜMMER et al. 1994).

Schwämme haben nur wenige natürliche Feinde. Ihr starker Besatz mit Nadeln schützt sie gegen Angriffe anderer Tiere und macht sie auch schwer genießbar. Es sind nur einige wenige Fische, Seeigel und Strandschnecken, welche im marinen Bereich von Schwämme leben. Im Süßwasser sind es die Larven von Köcher- und Schwammfliegen sowie Süßwassermilben, welche sich von Schwämmen ernähren. Symbiosen bestehen zwischen *Suberites*-Arten und Einsiedlerkrebsen. Der Schwamm umwächst das als Wohnung dienende Schneckenhaus (Schnecke bietet eine Unterlage zum Festsetzen, außerdem Ortsveränderung) und schützt durch seinen Phosphorgeruch den Einsiedlerkrebs vor Angriffen durch Kraken (Tintenfische). Im Süßwasser bilden Schwämme und Moostierchen (Bryozoen) eine oft sehr verflochtene Lebensgemeinschaft (MOHN 1984).

Schwämme können sich sowohl ungeschlechtlich als auch geschlechtlich über unterschiedliche Larvenformen fortpflanzen. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung kann

dabei z. B. durch Knospung und Fragmentation geschehen. Durch Knospung entstehen vielfach Kolonien. Im Spätherbst bilden manchen Schwämme in ihrer Mittelschicht aus Wanderzellen kugelige Zellhaufen, die als Brut- oder Keimknospen (Gemmulae) bezeichnet werden. Sie sind von einer Skelettschicht und häufig von einzelnen Skelettnadeln umhüllt. Zerfällt mit Beginn des Winters der alte Schwamm, sinken diese widerstandsfähigen Gebilde auf den Grund und werden im nächsten Frühjahr der Ursprung eines neuen Schwammes. Gemmulae können aber auch mehrere Jahre überdauern (BRÜMMER et al. 1994).

Die geschlechtliche Fortpflanzung bei Schwämmen geschieht über Eizellen und Samenzellen, die aus bestimmten Wanderzellen der Mittelschicht hervorgehen. Verschmilzt eine solche Eizelle mit der männliche Zelle eines Nachbarschwammes, entsteht eine bewimperte Larve. Sie verläßt den Schwammkörper, schwimmt selbständig im Wasser umher (oft nur für 10-24 Stunden) und formt sich verschiedentlich um. Schließlich setzt sie sich fest und wächst zu einem neuen Schwamm heran (KILIAN 1993). Das kurze Larvenstadium ist die einzige freischwimmende Phase im Leben eines Schwämme. Zu modernen Ansichten über die Entwicklungsbiologie der Schwämme s. Beitrag SALVINI-PLAWEN in diesem Band.

Bemerkenswert ist die große Regenerationsfähigkeit bei Schwämmen; diese Eigenschaft wurde schon früh bei der Badeschwamm-Kultur verwendet. Man schneidet kleine Stückchen vom Schwamm-Individuum, befestigt diese an einem Seil und hängt sie ins Wasser. Nach einigen Monaten bis anderthalb Jahren haben sich zahlreiche Exemplare gebildet. Diese große Regenerationskapazität beruht nicht nur auf dem modulartigen Bau des Schwammkörpers, sondern auch auf der Omnipotenz der Archaeocyten (s. oben): Wenn irgendwo im Schwammkörper Schaden entsteht, werden durch Umwandlung einer großen Ansammlung von Archaeocyten zu Pinacocyten und Choanocyten Pinacoderm und Choanoderm schnell repariert, was meist nicht länger als einige Tage dauert (VAN SOEST 1996). Andererseits zeigten Experimente, daß für eine erfolgreiche Regeneration nicht gerade wenige Zellen, nämlich an die 2000, erforderlich sind.

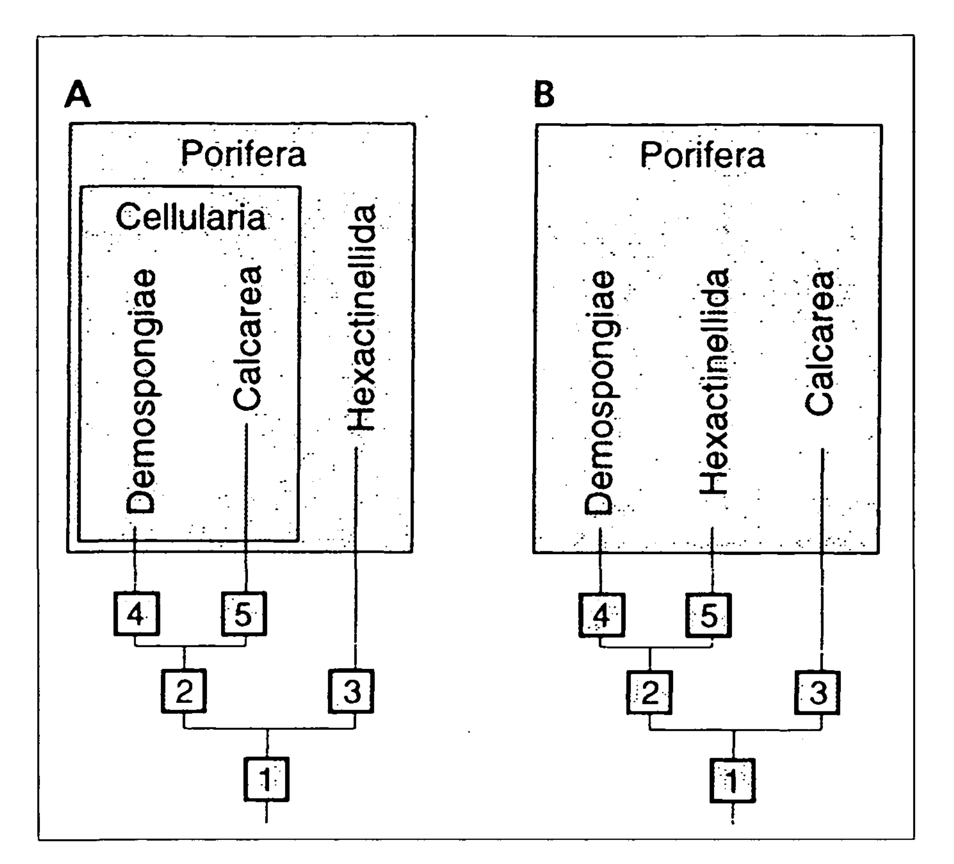


Abb. 28:
Alternative phylogenetische Systeme der Porifera (aus VAN SOEST 1996: 114). A System nach MEHR & REISWIG. □ Apomorphien: [1] Choanocyten; filtrierende Ernährung mit Flagellaten; Archaeocyten. [2] Pinacoderm mit Porocyten; kugelige Kragengeißel-Kammern. [3] Syncytiale Organisation; sekundäres Reticulum; intracellulär gebildete, triaxone Kieselspicula; Parenchymula-Larve der Hexactinelliden mit Stauractinen. [4] Parenchymula-Larve der Demospongia; intrazellulär gebildete, tetraxone Kieselspicula. [5] Kalkspicula; Verlust der Kieselspicula; Verlust der Parenchymula-Larve. B System nach BÖGER. [1] Choanocyten; filtrierende Ernährung mit Flagellaten; Archaeocyten; kugelige Kragengeißel-Kammern. [2] Parenchymula-Larve; intracellulär gebildete Kieselspicula. [3] Extracellulär gebildete Kieselspicula. [4] Parenchymula-Larve der Demospongia; tetraxone Kieselspicula. [5] Syncytiale Organisation; sekundäres Reticulum; triaxone Kieselspicula; Parenchymula-Larve der Hexactinelliden mit Stauractinen; Verlust der Porocyten; Verlust der kugeligen Kragengeißelkammern.

Seit Jahrtausenden sind Naturschwämme ein vielseitig genutzter Gebrauchsgegenstand. Ihre Saugfähigkeit konnte bisher von keinem synthetischen Produkt erreicht werden. Gute Badeschwämme können das 25-fache ihres Gewichts an Wasser aufnehmen. Schon im klassischen Alterum findet man auf Vasen und Wandmalereien Darstellungen über die Verwendung von Schwämmen. Im Mittelalter war ein Badeschwamm ein wichtiger liturgischer Gegenstand. Zwar haben Kunststoff-Produkte die Meeresschwämme weitgehend aus den Badezimmern verdrängt, doch Kunsthandwerker – Töpfer, Juweliere und andere, die Farben aufzutragen haben – schätzen nach wie vor das Naturprodukt. Die Gewinnung der Schwämme geschieht meist mit speziellen Schwammgabeln, Grundnetzen oder durch Schwammtaucher. Als Handelssorten werden dabei nur sechs Arten mit über einem Dutzend Varietäten verwendet (BRÜMMER et al. 1994). Die Badeschwammfischerei und -zucht ist heute auf einige Orte im Mittelmeer (Griechenland, Türkei, Tunesien) und in Fernost (Philippinen) beschränkt. Wiederholte Ausbrüche von Schwammkrankheiten (zuletzt

1988/89 im Mittelmeer) machen diese Unternehmen unsicher (VAN SOEST 1996).

Interessanterweise beruhte der Gebrauch, den man von den Schwämmen gelegentlich machte, gerade auf dem Vorhandensein der Kieselnadeln. In früheren Tagen spielte das sog. Badiagapulver, das aus getrockneten und gut gereinigten Süßwasserschwämmen hergestellt wurde, eine nicht unbedeutende Rolle; es wurde in die Haut eingerieben, erzeugte dabei Wärme und sollte dadurch bei rheumatischen Leiden Hilfe leisten. In Rußland wird das Mittel heute noch von Frauen verwendet, um sich „rote Wangen" zu machen. Bis vor dem Weltkrieg wurden Spongillen an homöopathische Apotheken geliefert, weil das Badiagapulver gegen Skrofulose und Neuralgien Verwendung fand. Im Baikalsee bildet ein eigenartiger Schwamm, *Lubomirska baicalensis*, in seichtem Wasser ausgedehnte Überzüge, von welchen sich meterlange, 2,5 cm dicke Zweige im Wasser erheben. Der Schwamm ist in getrocknetem Zustande ungewöhnlich hart; die Nadeln sind sehr rauh und werden durch das Spongin in dicken Bündeln zusammengehalten. Dieses Material, sog. „Morskaja Guba" (Seeschwamm), wird in Irkutsk von Silberschmieden zum Polieren von Kupfer, Messing und Silbergegenständen verwendet, überdies auch zum Polieren von Heiligenbildern. Die Spongiennadelschicht, die in einer Stärke von ungefähr 27 cm im unteren Miocän bei Bilin in Nordböhmen gefunden wird, soll im wesentlichen ebenfalls aus Nadeln von Süßwassers bestehen. Dieser Polierschiefer – Tripelerde – hat als Poliermittel eine bedeutende Rolle gespielt (WESENBERG-LUND 1939).

In neuerer Zeit sind die Schwämme wieder vermehrt ins Blickfeld von Wissenschaft und Industrie gerückt. Besonderes Interesse erwecken dabei eine Reihe von über 400 biologisch aktiven Substanzen (PROKSCH 1991; BRÜMMER et al. 1997; MÜLLER & SCHRÖDER 1997).

6.3.2 Forschungsschwerpunkte im 20. Jahrhundert

Die gesamt Poriferen-Literatur von 1551-1913 ist in der „Bibliographie of Sponges" (mehr als 3500 Titel!) von VOSMAER (1928) zusammengestellt. Es gibt derzeit keine zuverlässige Schätzung der Artenzahlen bei Schwämmen (VAN SOEST 1996); am häufigsten wird die Ziffer 5000 genannt. Die Anzahl der gültigen Arten der Kalkschwämme ist besonders ungewiß; von BURTON ist sie laut KILIAN (1993) auf 48 reduziert worden. Fossil sind mehr als 400 Arten bekannt, sie waren im Kambrium weit verbreitet und Riffe bildend. Das System der rezenten Kalkschwämme basiert weitgehend auf Weichteil-Merkmalen, Embryonalentwicklung und Larvenformen. Merkmale, welche Fossilfunde nicht liefern können. Das System der fossilen Gruppen basiert daher ausschließlich auf Nadelformen und Skelettbildungen. Eine Vereinigung beider Systeme ist erst bedingt möglich (MÖHN 1984).

Die Demospongea bestehen aus 700 gültige Gattungen mit einer recht ungewissen Anzahl von gültigen Arten. Bei der großen Variabilität der taxonomisch benutzten Skelettelemente ist eine befriedigende Lösung auch erst zu erwarten, wenn ökologische und physiologische Kriterien in die Diagnosen des lebenden Tieres mit eingehen können (KILIAN 1993).

Das System der rezenten Glasschwämme (Hexactinellidea) stützt sich auf den unterschiedlichen Bau der Geißelkammern sowie auf die unterschiedliche Ausbildung der Mikroskleren (MÖHN 1984).

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Porifera ist bis heute unbekannt. Mehrfach ist der Versuch unternommen worden, sie von den Geisseltieren Craspedomonadida (syn. Choanoflagellata) abzuleiten. Insbesondere wurde dabei (die nur in wenigen Exemplaren bekannte) *Protospongia haeckeli* in Betracht gezogen (LACKEY 1959). Die äußere Ähnlichkeit dieser Flagellaten mit den Choanocyten ist zwar verblüffend, wenn man aber das Feinbaumuster der jeweiligen Geißeln vergleicht, dann ergeben sich keine Anhaltspunkte für eine direkte Verwandtschaft. Da die Schwämme sich als echte Vielzeller erweisen und da diese wiederum mit sehr großer Wahrscheinlichkeit monophyletisch entstanden sind, muß man die Wurzeln des Stammes Porifera bei denen der Metazoa suchen. Andererseits läßt sich aber auch keiner der rezenten Tier-

Tab. 5:
In Österreich wurden seit 1978 14 neue Schwamm-Gattungen entdeckt.

Actinospongia MOSTLER 1986
Annaecoelia SENOWBARI-DARYAN 1978
Carinthiaspongus KRAINER & MOSTLER 1992
Costamorpha MOSTLER 1986
Criccophorina MOSTLER 1986
Krainerella KRAINER & MOSTLER 1992
Leinia SENOWBARI-DARYAN 1990
Paelospongia MOSTLER 1986
Paradeningeria SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1979
Radiocella SENOWBARI-DARYAN & WURM 1994
Salzburgia SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1979
Scotospongia KRAINER & MOSTLER 1992
Uvacoelia KUGEL 1987
Zanklithalamia SENOWBARI-DARYAN 1990

stämme direkt von den Schwämmen ableiten (KILIAN 1993).

Neue paläontologische, cytologische und molekularbiologische Befunde sowie eine verstärkt phylogenetische Betrachtung der klassischen Merkmale haben zu größeren Veränderungen des traditionellen Systems der Porifera geführt (BERGQUIST 1978; FRY 1979; HARTMANN et al. 1980; WEISSENFELS 1989; BORJEVIC et al. 1990; SENOWBARI-DARYAN 1990; REITNER & KEUPP 1991; VOS et al. 1991; KILIAN 1993; HOOPER & WIEDENMAYER 1994; VAN SOEST et al. 1994; BOURY-ESNAULT & RÜTZLER 1997). Drei Taxa werden heute allgemein als monophyletische Einheiten im System der Schwämme akzeptiert – Demospongea, Calcarea und Hexactinellidea. Ihre phylogenetische Stellung zueinander wird aber kontrovers gesehen (vgl. VAN SOEST 1996). Eine Gruppe von Autoren betrachtet die Hexactinelliden und Demospongien als Schwestergruppen (Abb. 28). Die Stammart der beiden Taxa müßte danach die Ausbildung von SiO_2-Spicula, die sowohl Hexantinelliden als auch Demospongien auszeichnen, erworben haben. Als weiteres synapomorphes Merkmal werden Übereinstimmungen in der Larvenmorphologie (Parenchymula) beider Gruppen angesehen, deren Homologie allerdings noch weitgehend unklar ist. Die zweite Verwandtschaftshypothese sieht Demospongien und Calcareen als Schwestergruppen und stellt sie den Hexactinelliden gegenüber (Abb. 28). Hierfür sprechen die großen cytologisch-histologischen Unterschiede, die auch bei der Diskussion um ein einheitliches Taxon

Tab. 6:
In Österreich wurden seit 1978 36 neue Schwamm-Arten entdeckt.

Actinospongia hexagona MOSTLER 1986
Annaecoelia interiecta SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1979
Annaecolia maxima SENOWBARI-DARYAN 1978
Annaecoelia mirabilis SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1979
Carinthiaspongus ramosus KRAINER & MOSTLER 1992
Chaetetopsis favositiformis REITNER & FOLLMI 1991
Cinnabaria adnetensis SENOWBARI-DARYAN 1990
Colospongia pramollensis KUGEL 1987
Colospongia bimuralis SENOWBARI-DARYAN 1978
Costamorpha tetraradiata MOSTLER 1986
Costamorpha zlambachensis MOSTLER 1986
Criccophorina praelonga MOSTLER 1986
Cryptocoelia wurmi SENOWBARI-DARYAN & DULLO 1980
Dictyocoelia manon invesiculosa SENOWBARI-DARYAN 1978
Enoplocoelia gosaukammensis SENOWBARI-DARYAN 1994
Follicatena irregularis SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1978
Krainerella ingridae KRAINER & MOSTLER 1992
Leinia schneebergensis SENOWBARI-DARYAN 1990
Menathalamia lehmanni ENGESER & NEUMANN 1986
Paelospongia longiradiata MOSTLER 1986
Paelospongia turgida MOSTLER 1986
Paradeningeria alpina SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1979
Paradeningeria gruberensis SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1979
Paradeningeria weyli SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1979
Radiocella prima SENOWBARI-DARYAN & WURM 1994
Salzburgia variabilis SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1979
Scotospongia aculeata KRAINER & MOSTLER 1992
Solenolmia magna SENOWBARI-DARYAN & RIEDEL 1987
Solenolmia radiata SENOWBARI-DARYAN & RIEDEL 1987
Uvacoelia schellwieni KUGEL 1987
Verticillites gruberensis SENOWBARI-DARYAN 1978
Vesicocaulis triadicus FLÜGEL, LEIN & SENOWBARI-DARYAN 1978
Welteria rhaetica SENOWBARI-DARYAN 1990
Zanklithalamia alpina SENOWBARI-DARYAN 1990
Zanklithalamia gigantea SENOWBARI-DARYAN 1990
Zanklithalamia multisiphonata SENOWBARI-DARYAN 1990

Porifera die entscheidende Rolle spielen [z. B. diskrete Zellen/Symplasma; verschiedene Kragengeißelkammern].

In den vergangenen 20 Jahren erschienen 11 Arbeiten mit Beschreibungen von 36 neuen Schwammarten, darunter 14 neue Gattungen, die in Österreich entdeckt wurden (Tab. 5, 6; FLÜGEL et al. 1978; SENOWBARI-DARYAN 1978, 1990, 1994; SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER 1978, 1979; SENOWBARI-DARYAN & DULLO 1980; ENGESER & NEUMANN 1986; MOSTLER 1986; KUGEL 1987; SENOWBARI-DARYAN & RIEDEL 1987; REITNER & FOLLMI 1991; KRAINER & MOSTLER 1992; SENOWBARI-DARYAN & WURM 1994). Weltweit wurden von 1985-1996 3462 Arbeiten veröffentlicht,

wovon lediglich 263 (7,6 %) Artikel taxonomischen Inhalts sind; pro Jahr werden zuweilen bis zu 200 neue Arten beschrieben (Abb. 39-41). Wichtige Übersichtsarbeiten sind PENNEY (1969), BERGQUIST (1978), PEJVE et al. (1981), BOROJEVIC et al. (1990), HARRISON & WESTFALL (1991), KILIAN (1993), OEKENTROP-KÜSTER (1993, 1994), BOURY-ESNAULT & RÜTZLER (1997) und WATANABE & FUSETANI (1998). Nur wenige Untersuchungen behandeln noch Gattungen und/oder Arten, die HAECKEL entdeckt hat (PULITZER-FINALI 1981; BOROJEVIC & BOURY-ESNAULT 1987; BOROJEVIC et al. 1990; KLAUTAU et al. 1994). In anderen Fällen wird die Einziehung von Namen vorgeschlagen, weil sich die Arten als nicht unterscheidbar erwiesen haben (HOOPER & WIEDENMAYR 1994).

6.4 Die Nesseltiere

6.4.1 Biologie und Bedeutung

Die Nesseltiere treten in zwei sehr verschiedenen Grundformen auf, dem festsitzenden Polypen und der frei schwimmenden Meduse oder Qualle (Abb. 29). Die meist schlauch- oder sackförmige Polypen besitzen am oberen Ende eine als Mund und After fungierende Körperöffnung, die von Tentakeln umgeben ist. Der Aufbau ist denkbar einfach: Der Schlauch besteht aus Außen- und Innenhaut (Ekto- und Entoderm), beide werden durch eine Zwischenschicht (Mesogloea) verbunden. Die Außen- wie Innenhaut sind für die Körperfunktionen, wie etwa Atmung und Exkretion, verantwortlich, zudem enthalten sie Muskel-, Nessel- und netzartig verknüpfte Nervenzellen. Das Körperinnere besteht aus einem durch Längsfalten (Septen) gegliederten Hohlraum, dem Gastralraum. Von diesem Aufbau abgeleitet ist die Organisation der Meduse: Sie ist im Grunde genommen ein auf den Kopf gestellter, freischwimmender Polyp (Abb. 29). Fußscheibe und Körper werden zur Oberseite (Exumbrella) des Schirms (Umbrella), das Mundfeld wird zur Unterseite (Subumbrella). Die Mesogloea ist hier viel mächtiger ausgebildet, da sie formgebende Funktionen übernimmt. Der Rand des Schirms trägt Tentakel und Sinnesorgane. Die Körperöffnung liegt auf dem Stiel (Manubrium), der in den Gastralraum führt. Die Meduse schwimmt durch rhythmisches Zusammenziehen des Schirmes (Rückstoß-Prinzip) (BRÜMMER et al. 1994).

Namengebend für den ganzen Tierstamm sind die Nesselzellen (Nematocyten, Abb. 30). Sie liegen vorwiegend in der Außenhaut, dort besonders zahlreich in den Hauptorganen des Beuteerwerbs, den Tentakeln. In den Nesselzellen werden Nesselkapseln (Cnidocysten) gebildet. Diese Kapseln sind Abkömmlinge des zu den Zellorganellen gehörenden Golgi-Apparates und zählen zu den kompliziertesten Absonderungsgebilden, die im Tierreich von Zellen erzeugt werden. Abhängig von der Funktion unterscheidet man drei Typen von Nesselkapseln: Durchschlagskapseln (Penetranten), Klebkapseln (Glutinanten) und Wickelkapseln (Volventen). Die Nesselkapsel ist je nach Kapseltyp von kugeliger bis zylindrischer Gestalt und zwischen 5-100 µm groß. Aufgrund der charakteristischen Struktur und Bedornung des entladenen Nesselschlauches werden heute mehr als 25 verschiedene Kapseltypen unterschieden (HOLSTEIN 1995a, b). Bei den meisten Nesseltieren finden sich mehrere Nesseltypen – ihre Gesamtheit (Cnidom) wird zur Artbestimmung mit herangezogen.

Die Nessel- oder Stilettkapsel enthält einen aufgerollten Faden und ist durch einen Deckel verschlossen (Abb. 30). Der schlauchartige hohle Faden ist handschuhfingerartig eingestülpt und enthält ein starkes Gift. Wird der kleine Entladungsstift der Nesselzelle berührt, explodiert das Gebilde. Der Deckel der Kapsel springt hoch, und der Faden wird, sich umkrempelnd, mit einer Beschleunigung von 400.000 m/s^2 herausgeschleudert (zum Vergleich: die Beschleunigung in der bemannten Raumfahrt beträgt 60-100 m/s^2 und 500.000 m/s^2 bei einem Geschoss im Gewehrlauf). **Dies ist eine der schnellsten Bewegungen im Tierreich!** Stilettartig zusammengelegte Stacheln am Grunde des Fadens durchschlagen zuerst die Haut der Beute, klappen auseinander, erweitern dadurch die Wunde und verankern den nun sich in die Wunde weiter ausstülpenden Schlauch. Durch feine Poren im Faden tritt jetzt das Gift in das Beutetier über, lähmt und tötet dieses.

Die Gifte der Nematocyten gehören zu den potentesten Giften, die im Tierreich bekannt sind und bestehen aus mehreren relativ niedermolekularen Polypeptiden, die insbesondere gegen Krebstiere (Crustaceen) toxisch wirken, also ganz eindeutig dem Beutefang dienen. Die Symptome der Vergiftung beim Menschen variieren je nach Species, Stelle des Stiches und der Empfindlichkeit der Person. Das Gift der meisten Schirmquallen (Scyphozoa) ist, wie z. B. der an der Nord- und Ostseeküste vorkommenden *Cyanea*, relativ harmlos; der von anderen *Cyanea-*, *Catostylus-*, *Chrysaora-* und *Physalis-*Arten ist ausgesprochen schmerzhaft und erzeugt auch allgemeine Symptome wie primären Schock, Kollaps, Kopfschmerzen, Schüttelfrost und Fieber, in schweren Fällen auch Muskelkräpfe, Atemnot, Lähmungen und schließlich Tod durch Herzstillstand (vgl. HABERMEHL 1994; WILLIAMSON et al. 1996). Todesfälle kommen vor allem in tropischen Meeren immer wieder vor. Stürme schwemmen hie und da große Mengen von Medusen an den Strand. Auch diese scheinbar toten Tiere vermögen oft noch empfindlich zu nesseln. Am besten läßt man die Hände weg von den „Gallertklumpen"; denn auf Anhieb ist nicht mit Sicherheit festzustellen, ob es sich um eine gefährliche oder um eine harmlose Art handelt. Will man die Tiere trotzdem beobachten, so dreht man sie mit irgendeinem Instrument um.

Als Erste Hilfe sind die Tentakel und der Nematocysten tragende Schleim zu inaktivieren; dies kann mit Alkohol, 10 %em Formalin, verdünnter Ammoniaklösung (Salmiakgeist) oder Natriumbicarbonat geschehen. Steht davon nichts zur Verfügung, so können auch Zucker, Salz, Olivenöl oder trockener (!) Sand auf die betroffene Körperfläche verteilt werden. Die Substanzen müssen antrocknen, bevor der Schleim bzw. die Tentakel mit einem Messerrücken, eine Stück Holz oder dergleichen abgeschabt werden. Frisches Wasser wie auch nasser Sand sind kontraindiziert. In schweren Fällen mit Kollaps muß der Patient auf den Rücken gelegt werden; künstliche Atmung und Herzmassage sollten folgen. Zur Verhinderung der Giftaufnahme im Körper kann das betroffene Glied abgebunden werden. Weitere Maßnahmen erstrecken sich auf Schmerzlinderung, Behandlung neurotoxi-

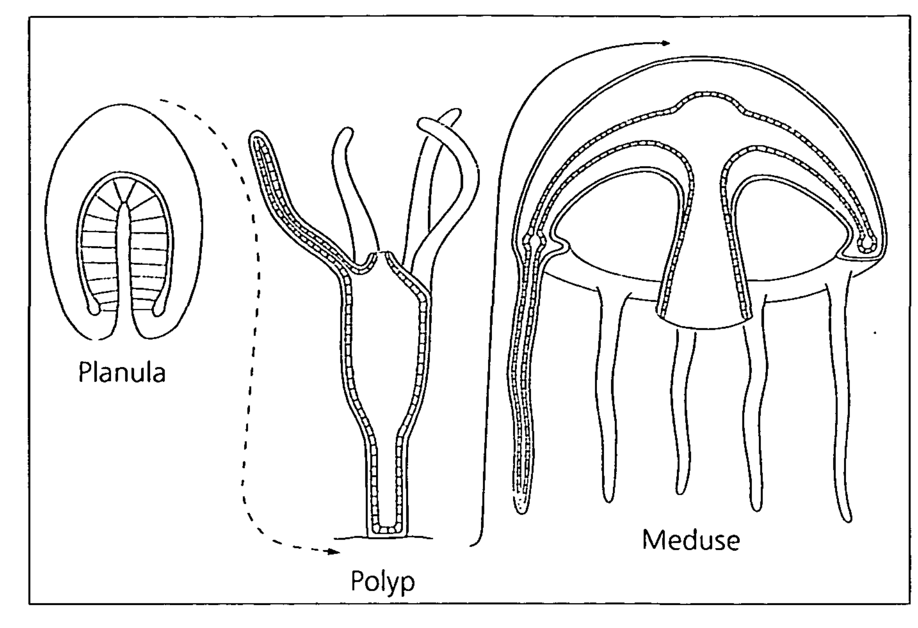


Abb. 29: Schema der Entwicklung und der Organisation der drei wichtigsten Stadien im Lebenszyklus der Nesseltiere (aus SCHÄFER 1996: 145). Die gestrichelte Linie gibt die Orientierung bei der Festheftung an. Die durchgehende Linie bezeichnet die morphologische Entsprechung zwischen Polyp und Meduse. Ektodermale Epidermis hell, entodermale Gastrodermis zellulär, Mesogloea punktiert.

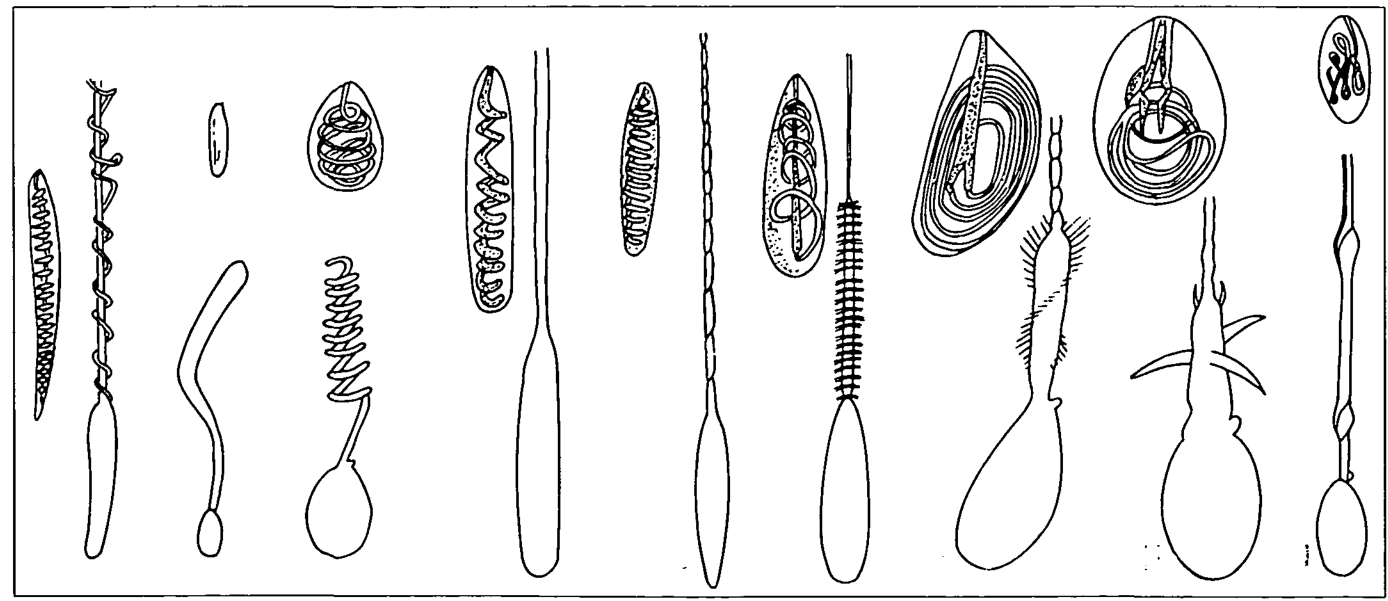


Abb. 30: Nesselkapseltypen (aus SCHÄFER 1996: 150).

Abb. 31-34:
Glasmodelle von Leopold und Rudolph BLASCHKA aus Nordböhmen, gefertigt in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Die Aufnahmen stammen von der Sammlung des Institutes für Zoologie der Universität Wien.

31: *Cladonema radiatum* oder Aquarienmeduse.

32: *Forskalia edwardsi*.

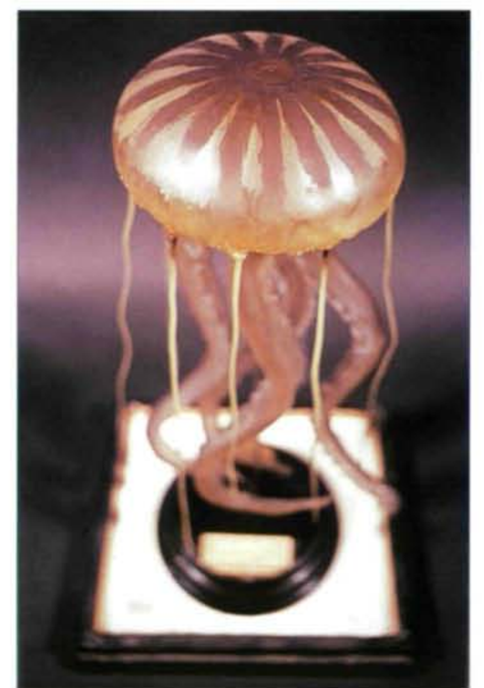
33: Die Kompaßqualle *Chrysaora hysoscella* (Schirmdurchmesser bis 30 cm) tritt oft im Atlantik, in der Nordsee und im Mittelmeer in Scharen auf. Sie besitzt 16 gelb bis rotbraun gefärbte Radialbänder, die ihr den deutschen Namen eingetragen haben, da diese Verziehrung Ähnlichkeit mit der Windrose eines Kompasses hat.

34: *Cestus veneris* oder Venusgürtel. Normalerweise stehen diese Rippenquallen lange Zeit unbeweglich oder schwimmen langausgestreckt wie ein Lineal im Wasser, weswegen diese Tiere bei den Fischern auch als Meerschwert bezeichnet werden. Man kann ihre durchsichtigen Körper dann kaum erkennen und sieht eigentlich nur einen über die obere Kante huschenden, grüngoldenen Schimmer, der durch die Interferenzwirkung der Wimperplättchen erzeugt wird. Nachts bieten diese Tiere einen wunderbaren Anblick, der mit zu den schönsten Erscheinungen gehört, die im Meer auftreten. Fotos: NEMESCHKAL.



31

31



33



34

scher Effekte und die Kontrolle des primären Schocks. Morphinsulfat hat sich als schmerzlinderndes Mittel bewährt. Injektionen von Calciumgluconat heben Muskelkrämpfe rasch auf (HABERMEHL 1994; WILLIAMSON et al. 1996).

Vom Ernährungstyp her sind Nesseltiere Tentakelfänger und Schlinger. Zu den Beutetieren gehören v. a. kleine Krebse, aber auch winzige Würmer und sogar Fischbrut. In den letzten Jahren mehren sich die Anzeichen dafür, daß ihre Häufigkeit zunimmt, was entweder mit verstärkten Umweltbelastungen oder mit der Überfischung vieler Meeresgebiete erklärt wird. Da sich das Futterspektrum der Medusen mit dem vieler kommerziell genutzter Fischarten überschneidet, würde eine Dezimierung der Fischbestände mehr Futter für die Nesseltiere übrig lassen, die ja selbst nicht gefangen werden (SOMMER 1996).

Trotz ihrer Nesselzellen haben auch Medusen Freßfeinde, z. B. Seeschildkröten, Schnecken und Fische (BRÜMMER et al. 1994).

Nesseltiere pflanzen sich geschlechtlich und ungeschlechtlich fort. Bei den Korallen oder Blumentieren (Anthozoa) übernimmt der Polyp beide Formen, hier gibt es keine Medusengeneration. Bei den übrigen drei Klassen (Hydrozoa, Cubozoa und Scyphozoa) gibt es einen sogenannten Generationswechsel (Metagenese): Der Polyp schnürt ungeschlechtlich Medusen ab, die hier Träger der Keimzellen und somit zuständig für die geschlechtliche Fortpflanzung sind. Es entsteht eine Larve (Planula), die zu einem neuen Polypen heranwächst. Während Larven und Medusen immer freibewegliche Einzelindividuen sind, bilden Polypen infolge der ungeschlechtlichen Vermehrung oft Kolonien, wobei sich die Tochterorganismen nicht vollständig trennen. Einige Seeanemonen sind lebendgebährend: Sie entlassen fertig ausgebildete Polypen ins Wasser. Schirmquallen sind fast alle getrenntgeschlechtlich. Die Spermatozoen werden ins freie Wasser abgegeben, die Befruchtung der Eizellen erfolgt im Inneren der weiblichen Meduse, dort erfolgt auch die Brutpflege, d. h. die befruchteten Eizellen verbleiben bis zur fertigen Planula-Larve in der erwachsenen Meduse. Die Larve wandelt sich nach einer kurzen pelagischen Phase zum kleinen, unscheinbaren Polypen um, der dann wiederum durch Querteilung (Strobilation) viele Medusen abschnürt oder sich durch Knospung ungeschlechtlich vermehrt (vgl. BRÜMMER et al. 1994).

Die Anthozoa, mit über 6100 Species die artenreichste Klasse der Nesseltiere, leben ausschließlich im Meer entweder als Einzelpolypen oder zu Kolonien vereinigt (Abb. 17, 35, 36). Die Skelettentwicklung reicht von einfachen Kalknadeln (Skleriten) bis zum kompakten Achsenskelett. Die Entstehung der herrlichen Korallenriffe wäre ohne die Symbiose der Korallen mit einzelligen Algen (Zooxanthellen) nicht möglich gewesen, denn erst die Algen bewirken eine erhöhte Kalkproduktion. Die Algen profitieren vom Schutz durch die Nesseltiere und werden dort besser mit dem für ihre Photosynthese notwendigen Kohlendioxyd versorgt. Die Korallen werden von den Algen mit Nährstoffen versorgt. Wenn die Polypen gestreßt werden, z. B. durch zu starke Erwärmung des Wassers oder zu hohe UV-Strahlung, dann trennen sie sich von ihren Algen und gehen kurze Zeit später ein. Übrig bleiben nur die weißen Kalkskelette (coral bleaching).

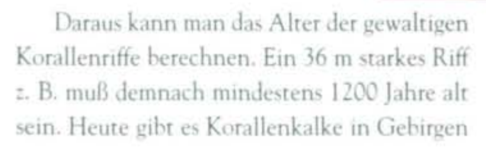


Abb. 35:
Die Pilzkoralle *Fungia patella*. Foto: PLASS.



Abb. 36: *Tubastraea sp.* ist eine in Riffen des Indopazifiks weit verbreitete Korallenart. Foto: BLATTERER.

Die Abhängigkeit der Korallen von den Algen schränkt – neben der Temperatur (mindestens 20° C) – die Verbreitung der Korallenriffe ein: Nur wo es genug Licht für die Algen gibt, d. h. in lichtdurchfluteten, tropischen Meeren bis in eine Tiefe von etwa 60 m, können Riffe wachsen. Zur Bildung ihrer umfänglichen Skelette brauchen sie ständig frisches Wasser, das ihnen neben Nahrung und Sauerstoff auch Kalk zuführt. Deshalb wachsen die Korallen an der Seeseite einer Brandungszone oft besser als nach dem Land zu. Nur 0,5-3 cm beträgt der jährliche Zuwachs der Skelettmasse, den eine kaum 1 cm dicke Polypenschicht erzeugt.



Daraus kann man das Alter der gewaltigen Korallenriffe berechnen. Ein 36 m starkes Riff z. B. muß demnach mindestens 1200 Jahre alt sein. Heute gibt es Korallenkalke in Gebirgen

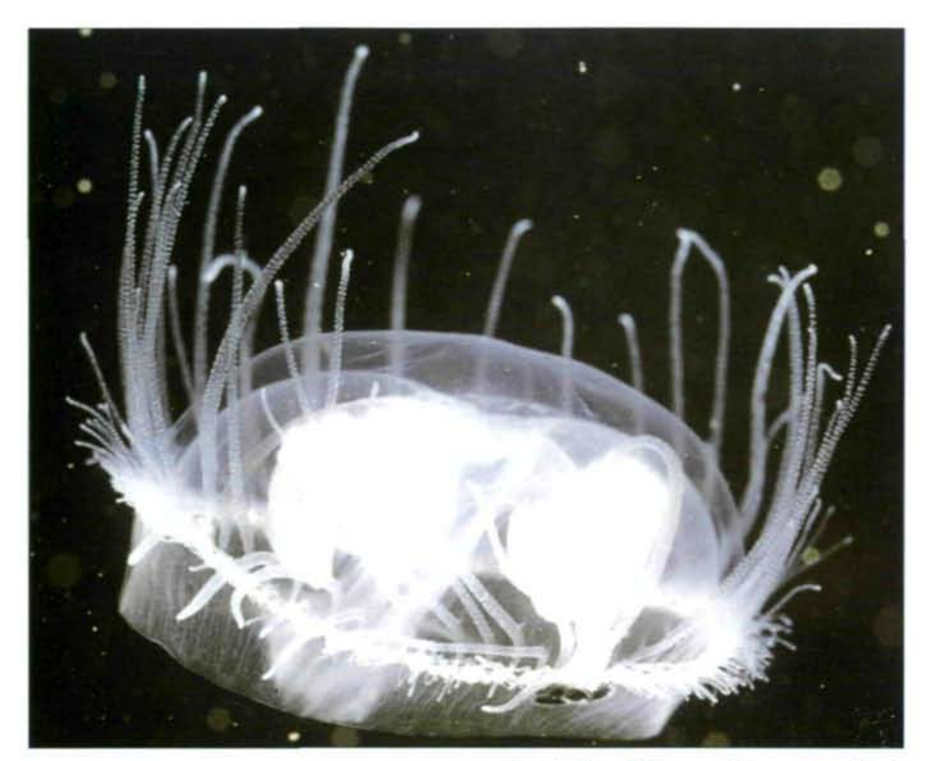


Abb. 37:
Die Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbi* kann einen Schirmdurchmesser von über 2 cm erreichen. Der Schirm bleibt flach und ist im ausgewachsenen Zustand am Rand mit 614 Tentakeln bestanden. Diese Species wurde aus Südamerika eingeschleppt und tritt in Wassergräben, Teichen, Gewächshausbecken im Sommer oft massenhaft auf. Die Suche nach dem zugehörigen Polypen war eine langwierige Angelegenheit; schließlich entdeckte man das tentakellose unscheinbare Wesen von knapp 2 mm Länge. Dieses Exemplar stammt aus Teichen bei Alkoven in Oberösterreich. Foto: GANGL.

von über 3000 m Höhe und bis zu einer Tiefe von über 1000 m. Diese Gegenden müssen also einst tropisches Meer mit für Korallen günstigen Lebensbedingungen gewesen sein (BRÜMMER et al. 1994).

Die 200 Arten der Schirmquallen (Scyphozoa) gehören vor allem wegen der großen scheibenförmigen Medusen (Schirmdurchmesser 20-60 cm, selten 2 m) zu den bekanntesten Vertretern der Nesseltiere (Abb. 15, 31, 33). Die nur wenige Millimeter großen Scyphopolypen bleiben demgegenüber recht unscheinbar (SCHÄFER 1996a). Die Gallertmaße des Schirmes ist zellhaltig. Die Zellen stammen aus der Außenhaut und bilden gleichsam eine dritte Körperschicht (Mesogloea), die allerdings nicht mit dem mittleren Keimblatt (Mesoderm) verglichen werden darf. Dank der Zelleinlagerung erhält die Gallerte eine fast knorpelähnliche Beschaffenheit; dadurch widersteht der Körper eher den mechanischen Beanspruchungen. Trotzdem haben auch diese Nesseltiere einen Wassergehalt von rund 94 %. Sie besitzen am Schirmrand eine kräftige Ringmuskulatur, die für die Kontraktion beim Schwimmen sorgt. Der Schirmrand selbst ist durch Einkerbungen in Randlappen gegliedert. Durch asymmetrisches Schlagen der Randlappen sind Richtungsänderungen möglich, wirken aber unbeholfen. Sinnesorgane zwischen den Randlappen (Rhopalien) enthalten meist einfach Augen, Chemorezeptoren und Mineraleinlagerungen, die als Schweressinnesorgan (Statolith) dienen (BRÜMMER et al. 1994).

Die Würfelquallen (Cubozoa) sind mit nicht einmal 20 Arten die kleinste Klasse der Nesseltiere und wurden früher zu den Scyphozoa gerechnet, Polypen und Medusen weisen jedoch tiefgreifende Unterschiede auf (WERNER 1975). Der Schirm ist dem Namen entsprechend etwa würfelförmig, die Tentakel sitzen nur an den vier Ecken. Zudem besitzen sie Becher- und hochentwickelte Linsenaugen. Sie reagieren positiv auf Licht und meiden dunkle Schatten. Würfelquallen sind schnelle und gewandte Schwimmer, die durch den ausgestoßenen Wasserstrahl die Schwimmrichtung bestimmen können (BRÜMMER et al. 1994). Würfelquallen bewohnen tropische, inselreiche Meere mit ausgedehnten Schelfgebieten, z. B. die Ostküste Australiens und die Karibik. Besonders häufig sind diese gefürchteten, oft tödlich nesselnden Tiere in Häfen, Flußmündungen oder zwischen Mangrove-Inseln im flachen, bisweilen nährstoffreichen Wasser. Die Seewespen (*Chironex fleckeri* und *Chiropsalmus quadrigatus*) gehören tatsächlich zu den giftigsten Meerestieren der Welt. Es handelt sich bei ihrem Gift um Eiweißstoffe, die kardiotoxisch wirken (BRÜMMER et al. 1994).

Ein deutscher Name für die 4. Klasse der Nesseltiere, die Hydrozoa (Abb. 16, 32, 37), existiert nicht, die Übersetzung „Wassertiere" ist zu allgemein. Unter *Hydra* verstand die griechische Mythologie ein vielköpfiges Untier, das von Herakles mit dem Schwert besiegt wurde. Die Schwierigkeit bei diesem Kampf bestand darin, das Nachwachsen der abgeschlagenen Köpfe zu unterbinden. Stets entstanden nämlich in Windeseile zwei neue aus dem Stumpf. Die Polypen sind sehr klein und im Bau vereinfacht (ihnen fehlen z. B. die Gastralsepten), dafür aber sind sie durch Aufgabenteilung in den Kolonien ungeheuer vielgestaltig. Hydrozoenkolonien werden meist von einer schützenden chitinösen Hülle (Periderm) umgeben, die kalkbildenden Feuerkorallen sind an der Riffbildung beteiligt (BRÜMMER et al. 1994). Die Hydrozoa kommen mit ca. 10 Arten bei uns im Süßwasser vor (SCHMEDTJE & KOHMANN 1992; Abb. 37).

Die Staatsquallen (Siphonophora) sind Wesen von wunderbarer Zartheit und großer Farbenpracht, die oft zu Tausenden im Wasser der warmen Meere dahintreiben und zu phantasievollen Namen, wie „Portugiesische Galeere", „Segler bei dem Winde", anregten. Sie sind die am höchsten differenzierten Nesseltiere. Die Polypen einer Kolonie sind so stark spezialisiert, daß sie fast wie „Organe eines Körpers" wirken. Freß- und Wehrpolypen, Gonophoren, Schwimmglocke (Nectophore) und Gasblase (Pneumatophore), Fangfäden und noch einige Spezialisten mehr bilden einen Tierstock (BRÜMMER et al. 1994).

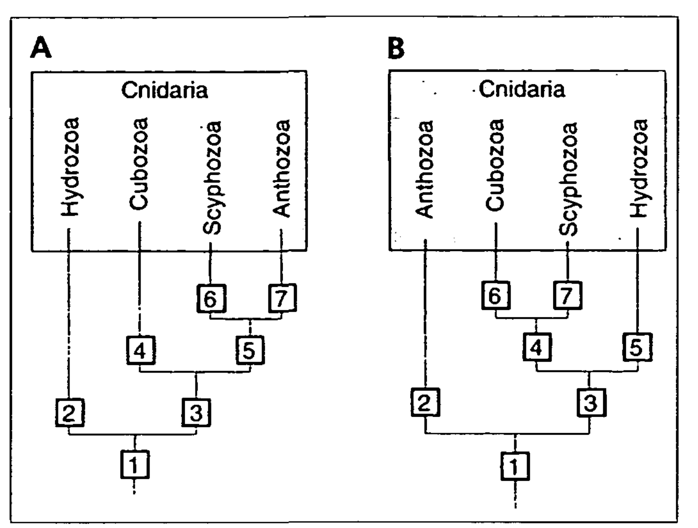


Abb. 38: Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Nesseltiere (aus SCHÄFER 1996: 154). □ Apomorphien: A [1] Nesselkapseln, Polypen- und Medusengeneration (Metagenese); lineare mtDNA. [2] Ektodermale Gonaden. [3] Medusen mit Rhopalien. [4] Medusen mit Pedalia und Velarium; Medusenbildung durch Metamorphose des Polypen. [5] Polypen mit septiertem Gastralraum. [6] Bildung der Meduse durch terminale Knospung (Strobilation). [7] Verlust der Medusengeneration; Ausbildung von ringförmigem mtDNA; Anklänge an die Bilateralsymmetrie. B Verändert nach SCHUCHERT. [1] Nesselkapseln; Nesselzellen mit Flagellum; Planula-Larve; Polypenstadium. [2] Achtstrahliger Gastralraum; Anklänge an die Bilateralsymmetrie. [3] Nesselzellen mit modifiziertem Flagellum (Cnidocil); mikrobasische Eurytelen; Podocysten; lineare mtDNA. [4] Polypententakel ohne entodermalen Hohlraum; Meduse mit Rhopalien. [5] Höchstentwickeltes Cnidom; ektodermale Gonaden. [6] Medusenbildung durch Metamorphose des Polypen; Meduse mit Pedalia und Velarium. [7] Bildung der Medusen durch terminale Knospung (Strobilation).

Von den Nesseltieren sind die Hydrozoen, Scyphozoa und Anthozoa fossil belegt. Die stockbildenden Formen sind am Aufbau von Riffen beteiligt. Ein Riff ist ein Gesteinskörper, der aus Skeletten von Lebewesen besteht, die an Ort und Stelle übereinander gewachsen sind. Höhepunkte der Korallen-Entfaltung lagen im Silur (490 bis 410 Jahrmillionen vor heute), im Devon (40 bis 350 Jm. v. h.), im Karbon (350 bis 275 Jm. v. h.), in der Kreide (135 bis 70 Jm. v. h.) und im Tertiär (70 bis 1,5 Jm. v. h). In den Nördlichen Kalkalpen sind uns besonders aus der Trias-Zeit (220 bis 190 Jm. v. h.) zahlreiche, sogenannte „Dachsteinkalk-Riffe" fossil überliefert, die zwar aus vielen kleinen „Riff-Knospen" zusammengesetzt aber dennoch oft mehr als 1000 m mächtig wurden, wie zum Beispiel am Hohen Göll (2522 m) in den Berchtesgadener Kalkalpen. In der oberen Jura-Zeit (vor ca. 140 Jahrmillionen) gibt es in Österreich ebenfalls noch „Riffkalke", wie den Plassenkalk, der zum Beispiel die auffallenden Südwände des Schafberges am Wolfgangsee aufbaut; neuere Forschungen ergaben jedoch, daß diese Gesteine keine echten Riffe mehr sind, sondern nur mehr aus geringmächtigen Flachwasser-Bänken bestanden, wie sie heute etwa bei den Bahama-Inseln verbreitet sind. Auch in der Kreide-Zeit verlieren die Riffkorallen in unserem Raum immer mehr an geologischer Bedeutung, und im Tertiär gab es richtige Korallenriffe nur mehr in Südeuropa. Mit dem Rückzug des Meeres aus unserer Gegend und der Einengung des Tropengürtels der Erde zu Beginn der Eiszeit (vor 1,5 Jahrmillionen) zogen sich die Riffkorallen immer weiter in Richtung Äquator zurück und sind heute praktisch auf die Zone zwischen dem 30. Grad nördlicher und südlicher Breite beschränkt (MÜLLER 1993).

6.4.2 *Forschungsschwerpunkte im 20. Jahrhundert*

Weltweit wurden von 1985-1996 9018 Arbeiten veröffentlicht, wovon lediglich 578 (6,4 %) Artikel taxonomischen Inhalts sind; an die 500 neue Arten werden zuweilen pro Jahr beschrieben (Abb. 39-41); die meisten befassen sich mit fossilem Material; wichtige Übersichtsarbeiten sind BIGELOW (1911, 1919), BIGELOW & SEARS (1937), KRAMP (1961), REES (1966), WINSOR (1972), MUSCATINE & LENHOFF (1974), CORNELIUS (1975, 1990), MACKIE (1976), HEDWIG & SCHÄFER (1986), MACKIE et al. (1987), SCHUHMACHER (1988), CALDER (1990), PETERSEN (1990), FAUTIN & MARISCAL (1991), HARRISON & WESTFALL (1991), SVOBODA & CORNELIUS (1991), STEENE (1991), PUGH (1993), OEKENTROP (1993, 1994), SCHUCHERT (1993, 1996), DUMONT (1994), FLÜGEL & HUBMANN (1994), SEBENS (1994), HOLSTEIN (1995a), HUBMANN (1995), VERON (1995), VERVORRT (1995), PIRAINO et al. (1996), STANLEY (1996) und ARAI (1997). In den vergangenen etwa 20 Jahren erschienen vier Arbeiten mit Beschrei-

Tab. 7:
In Österreich wurden seit 1978 10 neue Korallen-Gattungen entdeckt.

Alpinophyllia RONIEWICZ 1989
Alpinoseris RONIEWICZ 1989
Coryphyllina RONIEWICZ 1995
Cyclophyllia RONIEWICZ 1989
Distichoflabellum RONIEWICZ 1989
Distichomorpha RONIEWICZ 1995
Distichopsis RONIEWICZ 1995
Parastraeomorpha RONIEWICZ 1989
Seriastraea SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN 1978
Torusphyllum FLÜGEL & HUBAUER 1984

Tab. 8:
In Österreich wurden seit 1978 25 neue Korallen-Arten entdeckt.

Alpinophyllia flexuosa RONIEWICZ 1989
Alpinoseris dendroidea RONIEWICZ 1989
Coryphyllina rhaetica RONIEWICZ 1995
Cuifia columnaris RONIEWICZ 1995
Cyclophyllia major RONIEWICZ 1989
Distichoflabellum zapfei RONIEWICZ 1989
Distichomorpha robusta RONIEWICZ 1995
Distichophyllia maior RONIEWICZ 1995
Distichophyllia tabulata RONIEWICZ 1995
Distichopsis minor RONIEWICZ 1995
Distichopsis vesiculoseptata RONIEWICZ 1995
Parastraeomorpha minuscula RONIEWICZ 1989
Parastraeomorpha similis RONIEWICZ 1989
Platyaxum (Roseoporella) taenioforme gracile HUBMANN 1991
Retiophyllia frechi RONIEWICZ 1989
Retiophyllia gephyrophora RONIEWICZ 1989
Retiophyllia gosaviensis RONIEWICZ 1989
Retiophyllia gracilis RONIEWICZ 1989
Retiophyllia multiramis RONIEWICZ 1989
Retiophyllia robusta RONIEWICZ 1989
Seriastraea crassa RONIEWICZ 1989
Seriastraea multiphylla SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN 1978
Stylophyllopsis ramosa RONIEWICZ 1989
Stylophyllum vesiculatum RONIEWICZ 1989
Thecosmilia cyclica SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN 1978

bungen von 25 neuen Korallenarten, darunter 10 neue Gattungen, die in Österreich entdeckt wurden (Tab. 7, 8; SCHAFER & SENOWBARI-DARYAN 1978; RONIEWICZ 1989, 1995; HUBMANN 1991). Einige Nesseltiere wurden zu Ehren von HAECKEL benannt (Tab. 1, 2). Nur wenige Untersuchungen behandeln noch Gattungen und/oder Arten, die HAECKEL entdeckt hat (STIASNY 1922a, b, 1923; LARSON 1986; CALDER 1990; PETERSEN 1990; SCHUCHERT 1996). In anderen Fällen wird die Einziehung von Namen vorgeschlagen, weil sich die Arten als nicht unterscheidbar erwiesen haben (CORNELIUS 1975; PUGH 1983; PUGH & HARBISON 1986).

In seiner Synopsis der Medusen der Welt anerkennt KRAMP (1961) 12 Ordnungen, 68 Familien, 272 Gattungen und 900 Arten, davon sind 114 Gattungen von HAECKEL beschrieben, 46 werden für gültig gehalten, 68 für synonym. Von den Siphonophoren werden von KIRKPATRICK & PUGH (1984) an die 150 Arten anerkannt. *Velella velella*, *Porpita porpita* und *Porpema prunella* wurden als selbständige Gruppe, Chondrophorea abgetrennt. HAECKEL (1888d) hatte aus diesem Taxon 36 Arten in neun Gattungen anerkannt, von denen sich viele als Entwicklungsstadien von drei Arten erwiesen (KIRKPATRICK & PUGH 1984).

Die Diskussion der Cnidaria-Phylogenese konzentriert sich vorwiegend auf die Suche nach dem ursprünglichsten Taxon der rezenten Nesseltiere, wobei sowohl Hydrozoa, Scyphozoa und Anthozoa genannt worden sind (SCHAFER 1996a; Abb. 38). Nach einer repräsentativen Analyse von 48 Arten haben die Anthozoa ausnahmslos ein ringförmiges mtDNA-Molekül. Dagegen zeichnen sich die Hydrozoa, Cubozoa und Scyphozoa durch eine lineare Konformation der mtDNA aus (BRIDGE et al. 1992; SCHIERWATER 1994). Über den Außengruppen-Vergleich ist das bei den Eukaryoten verbreitete ringförmige Molekül leicht als Plesiomorphie bewertbar, was die Interpretation der linearen Ausprägung bei den Hydrozoa, Cubozoa und Scyphozoa als Apomorphie zur Folge hat. Befund und Bewertung erweisen sich als kongruent mit Unterschieden in der Ultrastruktur des Mechanorezeptors von Nesselkapselzellen (AX 1995).

6.5 Die Rippenquallen (Ctenophora)

Die Bezeichnung „Qualle" ist irreführend – die Rippen- oder Kammquallen (Ctenophora) sehen den „Quallen" (Medusen) der Nesseltiere (Cnidaria) nur oberflächlich ähnlich, wurden allerdings mit diesen zusammen lange (auch bei HAECKEL und z. B. KRUMBACH 1923/1925; MUSCATINE L. & LENHOFF 1974; MACKIE 1976) als Hohltiere (Coelenterata) geführt (Abb. 1). Wie diese sind sie nämlich meist durchscheinende, zarte Gebilde, die, je nach Stärke der Strömung, vom Wasser verdriftet werden oder mit eigenem Antrieb schwimmen (Abb. 34). Obwohl die Grundorganisation übereinstimmt, unterscheiden sie sich in Körperform und Lebensweise grundlegend von den Medusen der Nesseltiere, deshalb werden sie heute als eigener Tierstamm gewertet (ORTOLANI 1989; HARRISON & WESTFALL 1991; WILLIAMS et al. 1991; SCHAFER 1996b). Rippenquallen besitzen niemals Nesselzellen und haben keinen Generationswechsel zwischen Polyp und Meduse. Auch weisen sie nicht die für Medusen typische Radiärsymmetrie auf: Sie sind disymmetrisch gebaut, ein Spezialfall der Bilateralsymmetrie. An der der Mundöffnung gegenüberliegenden Seite befindet sich das Schweresinnesorgan (Statocyste). Von der Mundöffnung aus führt ein Schlundrohr in den Verdauungsraum (Gastrovaskularsystem). Es gibt, abgesehen von zwei Analporen, keine speziellen Ausscheidungs-, Kreislauf- oder Atmungsorgane.

Die namengebenden „Rippen" bestehen aus einer Vielzahl miteinander verschmolze-

nen Cilien (Undulipodien oder Membranellen), die in acht Längsreihen angeordnet sind. Mit synchronisierten Ruderschlägen dieser Cilien schwimmen die Tiere mit der Mundöffnung voran durch das Wasser.

Für den Beutefang besitzen die Rippenquallen zwei vollständig einziehbare Tentakel, die mit Seitenzweigen und Klebzellen (Colloblasten) ausgestattet sind. Sie können bis um das Hundertfache gestreckt werden und treiben dann wie ein Netz im Wasser. Mit diesen klebrigen Wurfschlingen erbeuten sie Kleinkrebschen, kleine Fische, Pfeilwürmer (Chaetognathen) oder auch andere Rippenquallen. Die Tiere gehören allgemein zum Ernährungstypus des Tentakelfängers, lediglich eine Art (*Lampea pancerina*) lebt parasitisch in der Mantelhöhle von Salpen (Thaliacea, Tunicata) (BRÜMMER et al. 1994).

Mit ca. 80 Arten sind die Rippenquallen eine kleine, ausschließlich marine Gruppe. Sie weisen bei klar erkennbar einheitlicher Grundorganisation dennoch eine bemerkenswerte Formenmannigfaltigkeit auf. Die Tiere sind stets skelettlos und solitär. Einige Arten treten massenhaft auf (z. B. die Seestachelbeere *Pleurobrachia pileus*) und behindern als unerwünschter Beifang die Küstenfischerei durch Verstopfen der Netze (SCHÄFER 1996b).

Rippenquallen sind Zwitter und pflanzen sich meist geschlechtlich fort. Die Gonaden liegen neben den Verdauungskanälen, die Eier und Spermien werden durch Poren (Gonophoren) ins Wasser entlassen. Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich eine Larve (Cydippea), die allmählich zum adulten Tier heranwächst. Vegetative Vermehrung ist selten und kommt nur bei kriechenden Formen vor. Eine weitere Ausnahme findet sich bei der lebendgebärenden, sessilen Gattung *Tjalfiella*. Hier findet die Befruchtung im Tier statt, die Nachkommen entwickeln sich in einer besonderen Bruttasche und verlassen diese erst als schwimmfähige kleine Rippenquallen.

Da Rippenquallen kaum fossil erhalten sind, ist die Wissenschaft bei der Erforschung ihrer Evolution auf Vergleiche heute lebender Formen angewiesen. Vermutet wird ein gemeinsamer Vorfahre, aus dem sich Nesseltiere und Rippenquallen dann parallel entwickelt haben (BRÜMMER et al. 1994).

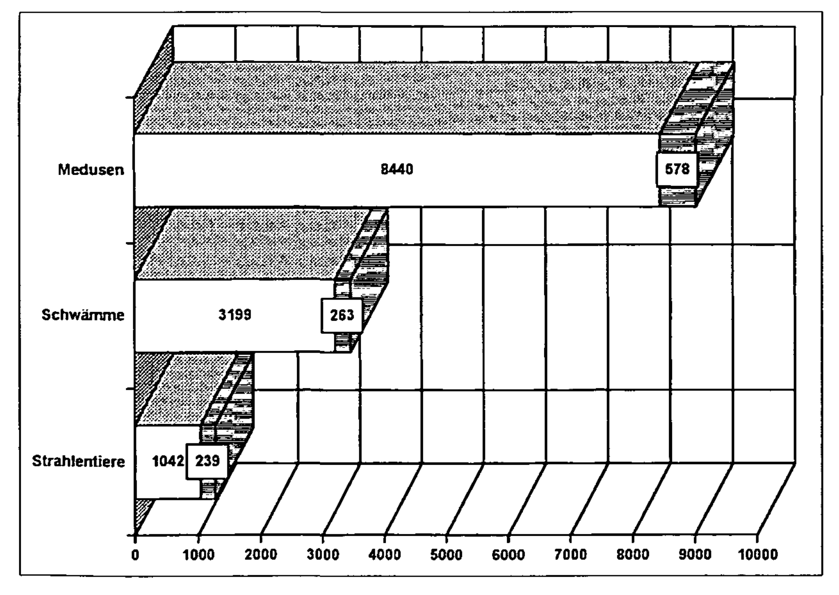
7 Schlußbemerkungen

Im wissenschaftlichen Wirken Ernst HAECKELS in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts zeigen sich exemplarisch einige Entwicklungen und Probleme der Biologie, speziell der biologischen Systematik, die auch heute noch unsere Aufmerksamkeit verdienen.

7.1 Von der „klassischen" Naturgeschichte zur Geschichte der Natur?

Der Begriff „Biologie" taucht zwar schon um 1800 auf, lange waren damit aber eher deskriptive ordnende Naturgeschichte und ursachensuchende Naturphilosophie gemeint. Die getrennten „biologischen" Einzelwissenschaften (z. B. Botanik, Zoologie) wurden erst durch DARWINS Evolutionstheorie ab 1859 vereint (vgl. Kap. 3). OSTWALD (1910) teilte Forscher in die zwei Haupttypen, die er im wesentlichen nach ihrer Reaktionsgeschwindigkeit des Geistes unterschied: „Die Klassiker sind die Langsamen, die Romantiker die Geschwinden". DARWIN gehört zur ersten Gruppe, HAECKEL zweifellos zur zweiten; auch die weitere Charakteristik OSTWALDS trifft auf diesen zu: „Der Romantiker produziert schnell und viel und bedarf daher einer Umgebung, welche die von ihm ausgehenden Anregungen aufnimmt. Diese zu schaffen, gelingt ihm sehr leicht. Denn er ist von Begeisterung erfüllt und vermag sie auf andere zu übertragen". Dies

Abb. 39: Anzahl der zwischen 1985 und 1996 veröffentlichten Arbeiten zu ausgewählten Tiergruppen (Original; Quelle: Zoological Record).



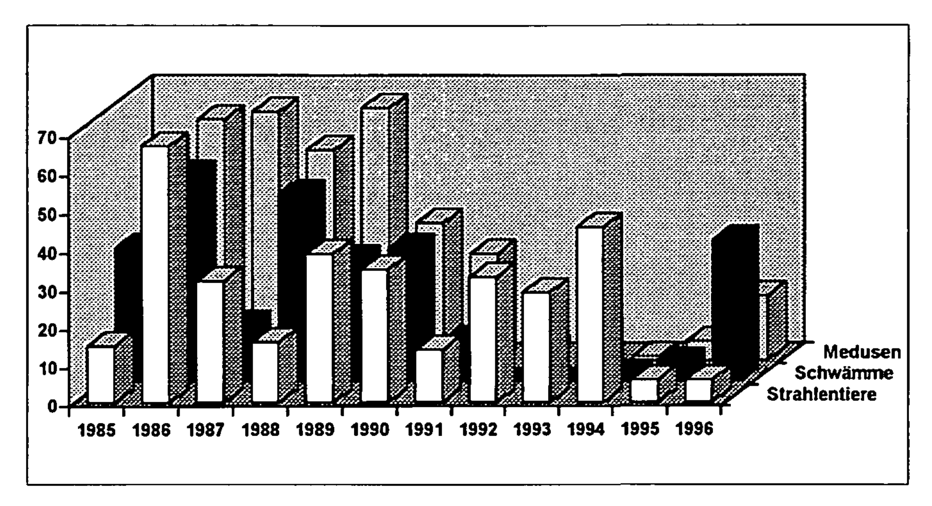


Abb. 40:
Anzahl der zwischen 1985 und 1996 pro Jahr neu beschriebenen Gattungen der ausgewählten Tiergruppen (Original; Quelle: Zoological Record).

hat HAECKEL in zahlreichen Briefen, Vorträgen und populären Schriften bewiesen (vgl. HEMLEBEN 1964; KELLY 1981; KRAUßE 1984; USCHMANN 1984; ERBEN 1990; DAUM 1995). Gleichzeitig verkörpert er den Fortschrittsglauben des 19. Jahrhunderts und das Bestreben, die Rätselhaftigkeit der Welt durch ihre Erklärbarkeit zu ersetzen.

Dementsprechend betrachtete HAECKEL (1866a: 5; s. Kap. 1) das Beschreiben von Arten und ihre Klassifikation als Kunst, da sie (nicht nur) seiner Ansicht nach, auf subjektiven Wertungen (Irrationalem) basiert und nicht der bewußten Nutzung von Gesetzen (Rationalem), wie es die Wissenschaft erfordert. Mit seinem geometrisch-mathematischen Ansatz versuchte er die Verwissenschaftlichung voranzutreiben (s. Kap. 5). In den vieldiskutierten Fälschungsvorwürfen der Theologen aber auch mancher Zoologenkollegen, versuchte man diesen Anspruch und seine akademische Autorität zu untergraben (GURSCH 1981; KEITEL-HOLZ 1984; BENDER 1998; vgl. Beitrag CORLISS in diesem Band).

Das von HAECKEL geleistete Arbeitspensum war erstaunlich und ist im Zeitalter der modernen Medien mit deren Bilderflut schwer nachvollziehbar; allein tausende von Arten zu beobachten, zu zeichnen und fallweise zu benennen, zeugt von „Sitzfleisch", Konsequenz und Differenzierungssinn. Anfangs versuchte HAECKEL, neben den wissenschaftlichen Bezeichnungen auch leicht verständliche Trivialnamen für den allgemeinen Gebrauch einzuführen (s. Kap. 5), vielleicht aufgrund der Namensflut beschränkte er sich dann auf Übersetzungen für höhere Taxa. Zunehmend wurden deutsche Namen auch als unwissenschaftlich angesehen.

Eine exakte Zahl und Liste der von HAECKEL geschaffenen Namen (und Begriffe vgl. Beitrag SCHALLER in diesem Band) gibt es bis heute nicht; die meisten Gattungsnamen sind im Nomenklator Zoologicus verzeichnet (NEAVE 1939a, b, 1940a, b, 1950; EDWARS & HOPWOOD 1966; EDWARDS & VEVERS 1975; EDWARDS & TOBIAS 1993). Aber selbst hier ist die Aufzeichnung der Gattungs- und Familiennamen unvollständig, weil neue Benennungen auch in einigen eher populärwissenschaftlichen Werken versteckt sind. Zudem stehen in der gesamten Literatur zu HAECKEL fast ausschließlich seine Monographien im Vordergrund, infolgedessen gibt es bis heute leider keine vollständige Bibliographie der kleineren Arbeiten. Da HAECKEL oft die Variabilität der Organismen in verschiedenen Benennungen zum Ausdruck brachte, hatten und werden viele dieser Namen keinen Bestand haben und die in der Literatur angeführten Zahlen, die eigentlich alle auf HAECKELS eigenen Zählungen beruhen, veranschaulichen lediglich seine Produktivität. Die Überprüfung der Berechtigung der einzelnen wissenschaftlichen Namen bleibt natürlich den Spezialisten der jeweiligen Gruppen vorbehalten. Es trifft keineswegs den Kern, wie GOULD (1984: 99) festzustellen: „Ernst HAECKEL ... liebte es, Wörter zu prägen". Sein Begriffsbildungspotential war zweifellos eine besondere Fähigkeit, aber nicht nur eine persönliche (zu belächelnde) Marotte, denn durch DARWINS Theorie des Artwandels (Transformation) und der gemeinsamen Abstammung (Deszendenz) war die Erfassung der Tier- und Pflanzenbestände in eine neues Stadium getreten, welches es geradezu erfor-

Abb. 41:
Anzahl der zwischen 1985 und 1996 pro Jahr neu beschriebenen Arten der ausgewählten Tiergruppen (Original; Quelle: Zoological Record).

derte, die vielen Zwischenformen (früher als Spielarten der konstanten Art abgetan) zu berücksichtigen und (in einem ersten Überschwang) auch zu benennen. Viele heute als überflüssig betrachtete Namen entstanden auch in Ermangelung weltweit gültige Nomenklaturregeln – das sind gewissermaßen die „Verwaltungsvorschriften" der Systematik (STEININGER 1997) –, die erst 1905 in Kraft traten und die Einmaligkeit, Eindeutigkeit und Stabilität der wissenschaftlichen Namen zum Ziel haben (ICZN 1985; RIDE & YOUNÈS 1986). Die Internationalen Nomenklaturregeln gelten für die Familien- (Überfamilie, Familie, Unterfamilie, Tribus), Gattungs- (Gattung, Untergattung) und Artgruppe (Art, Unterart) (ICZN 1985). Namen oberhalb der Familiengruppe (Ordnung, Klasse, Stamm usw.) sowie unterhalb der Artgruppe (der infrasubspezifischen Formen) finden demnach keine Berücksichtigung; hier herrscht also Willkür vor. Ein weiteres Problem der biologischen Systematik sind die nach wie vor unterschiedlichen Vorschriften der Namengebung für Pflanzen, Tiere und Bakterien (vgl. RIDE & YOUNÈS 1986; MINELLI 1993).

HAECKELS Ablehnung der neuen Methoden[11] und Entdeckungen ist weniger persönliche Schwäche als Ausdruck des Übergangs zwischen zwei Stadien, nämlich der „klassischen" Naturgeschichte (vgl. Kap. 2) und der neuen Naturwissenschaft mit ihren sich schnell differenzierenden Disziplinen (s. unten). Sein monistischer Standpunkt, der die radikale Dichtomie von Subjekt (Geist) und Objekt (Materie) ablehnte, konnte und kann von vielen nicht akzeptiert werden (bezüglich der Schwächen dieses Ansatzes s. Beitrag BREIDBACH in diesem Band). Das Dogma der „objektivierbaren Natur" beruht auf der Annahme, daß es eine von uns getrennte, objektive Realität gibt, die von uns als Beobachtern völlig unabhängig ist. HAECKEL widerspricht diesem Leitbild des „objektiven", unbeeinflußten Wissenschafters, da er die Auswirkungen der affektiven Komponenten auf seinen Entwicklungsprozeß nie bestritt (s. Kap. 5), persönliche Wertungen offen äußerte und häufig die Bedeutung der Hypothesen und Philosophie[12] betonte (vgl. HEBERER 1968; KRAUßE 1984; USCHMANN 1984; ERBEN 1990; SANDMANN 1995). Seine zuweilen schwärmerische bzw. streitbare Sprache und verstiegenen Gedanken werden heute im Gefolge einer die Forschung prägenden Abkoppelung von emotionalem Einsatz und intellektueller Arbeit fast durchwegs abgelehnt (vgl. Beitrag CORLISS in diesem Band; SANDMANN 1995).

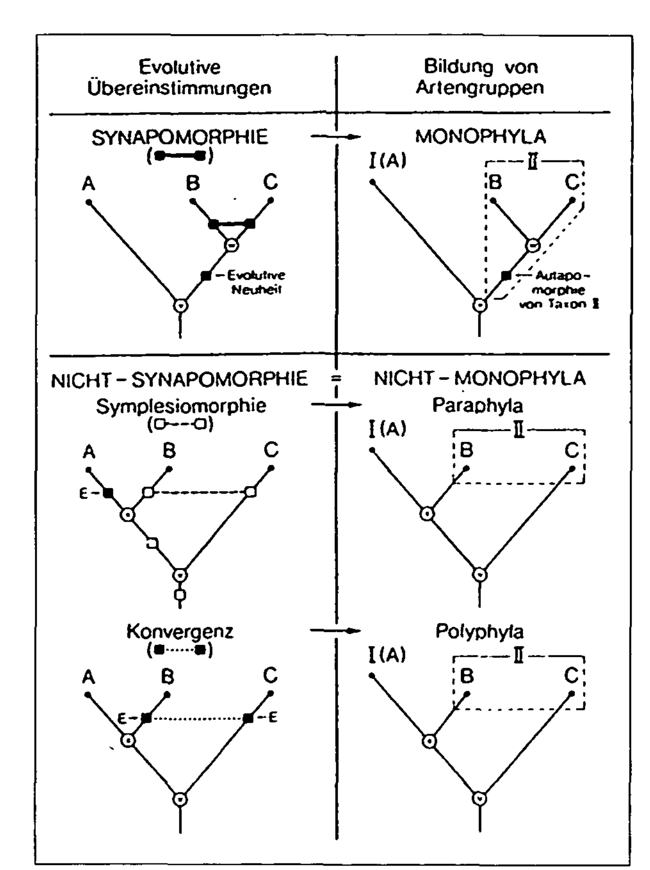


Abb. 42:
Die drei Möglichkeiten evolutiver Übereinstimmung zwischen den Schwesterarten (-gruppen) B und C sowie die an diese Übereinstimmungen gebundene Bildung von Artengruppen (aus AX 1985).

Zögernd wird jedoch erkannt, daß Beobachtung und Beschreibung nie voraussetzungslos geschehen, sondern daß immer (bewußt oder unbewußt) Hypothesen zugrunde liegen. Beobachten ist Auswahl und daher ein aktiver subjektiver Vorgang. Beschreibung, ob sie in Wort, Zahl oder Zeichnung erfolgt, zwingt zur Auseinandersetzung mit dem Objekt, ist selektiv, Abstraktion und damit erste Analyse. Als wissenschaftliche Tätigkeit erfordert sie eine Erfassung des Wesentlichen sowie Unterscheidung und Benennung (s. SUDHAUS & REHFELD 1992). Gleichermaßen wirkt gute taxonomische Arbeit, wie jede gute Wissenschaft, innovativ. Nachvollziehbar bessere Merkmalsauswahl und -bewertung sind Anzeichen hierfür, ebenso ein konziseres Einteilungsschema mit weniger Ausnahmen als zuvor (vgl. STEININGER 1997). In der Physik, der „härtesten" Naturwissenschaft, brachten die Entdeckung der Quantenphysik und der Relativitätsheorie die beiden Dogmen von der

eindeutigen Erkennbarkeit und der Objektivierbarkeit ins Wanken. Angesichts der Entwicklungen in der Gentechnik wäre dieses Umdenken speziell in den biologischen Wissenschaften ebenfalls angebracht (vgl. z. B. BAYERTZ 1987).

7.2 Erkenntnistheoretische Fallstricke

HAECKEL (z. B. 1874c: 5) war weitgehend im mechanistischen Denken (z. B. „Phylogenese ist die mechanische Ursache der Ontogenese") gefangen und glaubte, die Lebenserscheinungen physikalischen Gesetzmäßigkeiten unterordnen zu können; so wiederholte er noch nach der Jahrhundertwende (HAECKEL 1906: 5): „Die Biologie (als die Wissenschaft vom Leben der Organismen) ist nur ein Teil der alles umfassenden Physik (mit Einschluß der Chemie, als ‚Physik der Atome')". DI GREGORIO (1985) bezeichnet HAECKEL als „Semidarwinisten", „weil ... die Selektion ‚notwendig' ist für sein generelles System, insofern sie den Aufbau einer mechanistischen Morphologie erlaubt, auch wenn HAECKEL ... sich nie mit der Untersuchung dieses Mechanismus beschäftigte, sondern statt dessen die Produkte des von der Selektion angetriebenen Evolutionsprozesses betrachtete, nämlich die Abstammung – Abstammung an sich, nicht die darwinistischere ‚Abstammung mit Veränderungen'. Dabei behielt er ein aristotelisches Typus-Konzept, das aus der Beobachtung realer Organismen abgeleitet... [war.] Es ist ein dynamisch gedachter Typus, wonach sich das Sein in ständiger Entwicklung befindet, während der platonische als rein geometrischer Typus statisch und zeitlich unveränderlich ist" (s. DI GREGORIO 1985). Vom heutigen Populationsdenken war diese Typologie verständlicherweise noch weit entfernt.

HAECKEL problematisierte die Erwartungen an die biologische Systematik und forderte als Hauptaufgabe die Rekonstruktion und Repräsentation der Entstehung von Organismen-Gruppen, also der Abstammungsgeschichte (Phylogenie). Er schuf dazu keine eigene Forschungsmethode, sondern ging von morphologischen und ontogenetischen Ähnlichkeiten aus und deutete diese deszendenztheoretisch um (vgl. REMANE 1956; WEBERLING & STÜTZEL 1993). HAECKEL begründete alle Taxa auf ursprünglichen (plesiomorphen) Merkmalen und schloß zwar ihren gemeinsamen Vorfahren, aber nicht alle Nachkommen in die Gruppen ein und schuf so häufig Paraphyla (vgl. Kap. 6.1). Ähnlichkeitsfeststellungen reichen aber nicht aus, weil konvergente, ursprüngliche (plesiomorphe) und abgeleitete homologe (apomorphe) Merkmale unterschieden werden müssen sowie begründete Ablauferklärungen erforderlich sind. Überdies ging HAECKEL immer nur von einer allmählichen, kontinuierlichen und graduellen Artumwandlung ohne Sprünge aus, aber „ein qualitatives Kontinuum [ist] ein Widerspruch in sich selbst. Denn immer da, wo in einer Reihe ein neues **quale**, eine neue Art von Seiendem und nicht nur eine neue Quantität oder ein bloßes Mehr einer allen Gliedern der Reihe gemeinsamen Eigenschaft auftaucht, da liegt eo ipso ein Bruch der Kontinuität vor" (LOVEJOY 1993: 397). Es ist sicher kein Zufall, daß der Neubeginn der Genetik und die Anfänge der Quantentheorie am Anfang des 20. Jahrhunderts zusammenfallen. In beiden Fällen – und hier deutet sich eine Parallelität Physik und Biologie an – wurden unstetige Elemente in der Natur entdeckt und akzeptiert. Bis dahin dachte man mehr an einen kontinuierlichen und allmählichen Charakter der Naturvorgänge (vgl. FISCHER 1987).

Die Einführung der Kategorien Art, Gattung, Ordnung und Klasse in die Gliederung der lebenden Natur ist oft als epochale Leistung und bleibender Verdienst von LINNÉ in der historischen Entwicklung der biologischen Systematik apostrophiert worden, aber schon HAECKEL betonte immer wieder die Künstlichkeit und Relativität der Kategorien (s. Kap. 4). Bis heute lassen sich keine objektiven Kriterien angeben (s. unten), was z. B. in einer Familie und was in einer Unterfamilie zu vereinigen ist. Die Abgrenzung der genannten Kategorien erfolgt daher konventionell, und jedes System fällt so durchaus verschieden aus, je nachdem wie der Bearbeiter die einzelnen Merkmale wertet. Allerdings unternahm es HAECKEL, die Kategorien voneinander abzuleiten (Abb. 1, 11), aber in der lebenden Natur geht keine Kategorie aus einer anderen Kategorie hervor, gibt auch kei-

ne einzige supraspezifische Einheit der nächsten ihren Ursprung. Geschlossene Abstammungsgemeinschaften enstehen als reale Naturkörper grundsätzlich nur aus der Spaltung einzelner Arten (s. AX 1984, 1985, 1995). Besonders Vertreter der phylogenetischen Systematik stehen den LINNÉschen Kategorien kritisch gegenüber, da „wir dadurch einmal mehr vor Klassen der Logik [stehen], für welche es noch nicht einmal gescheite Definitionen gibt" (AX 1985: 10). Die Verwendung von Kategorien mit konventionell vereinbarter Abfolge ist ein leerer Formalismus ohne wissenschaftlichen Wert. Dementsprechend gibt es keinerlei rationale Legitimation, eine konkrete Abstammungsgemeinschaft der Natur mit einer bestimmten Kategorie zu versehen. HAECKELS Simplifizierung beruht verständlicherweise auch auf der Vermischung von Kategorie und Taxon; denn diese Unterscheidung wurde nicht vor 1950 durchgeführt. **Taxa** sind Einheiten des Systems, ein unterscheidbares Objekt in der Natur, das erkannt und beschrieben werden kann; **Kategorien** sind Etiketten der Taxa, ein beliebig zugewiesener Status. Kategorien werden also Taxa beigefügt, um deren Rang in der Hierarchie der Klassifikation zu kennzeichnen. Die Kategorie Art ist besonders hervorzuheben, weil sie als einzige naturgegebene Kategorie (nicht wie bei HAECKEL der Stamm) das Grundelement des zoologischen Systems darstellt. Allerdings wird in der gegenwärtigen Literatur immer noch gelegentlich der Ausdruck „Kategorie" benutzt, wo Taxon richtig wäre (s. MAYR 1984).

Vielfach wurde und wird die Forderung nach leicht handhabbaren, praktischen, übersichtlichen und selbstverständlich stabilen Organismensystemen geäußert. Dahinter steckt oft das Ideal eines geräumigen Aktenschrankes, der alle Akten („Species") enthält mit allen erforderlichen Informationen. Das ist unmöglich, denn allein durch neue Entdeckungen und/oder Hypothesen ergeben sich ständig Änderungen, wie in jeder „lebendigen" Wissenschaft. Von einem natürlichen (phylogenetischen) System Stabilität zu verlangen, ist demnach widersinnig und absurd. „Das beste System" gibt es nicht (vgl. STEININGER 1997). Auch ob eine praktikable Klassifikation, beispielsweise eine Bestimmungstabelle, „gut" ist hängt davon ab, was man von ihr erwartet. Die jeweiligen Prinzipien, nach denen klassifiziert wurde, sollten jedoch deutlich gemacht werden, sonst tut es auch eine alphabetische Schubladisierung.

Obwohl HAECKEL versuchte, Systematik in Phylogenetik aufzulösen, sah er gleichzeitig die Berechtigung von verschiedenen „Ordnungen" (bei ihm parallel geführt als künstliches und natürliches System) und nahm so die Unterscheidung Klassifikation und phylogenetisches System vorweg (s. Kap. 5.2). Die Gleichsetzung von Klassifikation und Systematik ist eine versteinerte und veralterte Vorstellung, die z. T. HAECKEL und noch viele andere nach ihm (z. B. KNORRE 1985) aus der vor-evolutionären Periode übernommen haben (vgl. O'HARA 1992). Ende des 20. Jahrhunderts wird die zentrale und komplementäre Rolle mehrerer verschiedener künstlicher Klassifikationen und eines einzigen natürlichen genealogischen Systems immer deutlicher (vgl. KRAUS 1976; MINELLI 1993; MAYR 1995).

7.3 Was ist forschungs- und förderungswürdig?

HAECKEL war noch ein weitgehend universeller Naturforscher, d. h. von einigermaßen ausgewogener „Kompetenz" für alle wesentlichen Sektoren der damaligen Biologie. Er hatte Medizin studiert, vertrat jedoch ab 1861 als erster Hochschullehrer das selbständige Fach Zoologie an der medizinischen Fakultät in Jena. HAECKEL hat durch die Einführung eines eigenen Protisten-Reiches die Aufmerksamkeit auf die phylogenetischen Komponenten der Taxonomie gelenkt und auf die sonst vielfach ignorierten überaus diversen Gruppen der hauptsächlich mikroskopisch kleinen, eukaryotischen Einzeller (bestehend aus den konventionellen Algen, Urtieren [Protozoen] und „niederen" Pilzen), die den Ursprung der vielzelligen Pflanzen und Tiere gebildet haben (s. Beitrag CORLISS in diesem Band). Immerhin vier Fünftel der Geschichte des Lebens auf der Erde wurden von einzelligen Organismen bestimmt; erst während des letzten Fünftels traten vielzellige Lebewesen auf (s. MAYR 1984). Allerdings beharrte er wie erwähnt auf den traditionellen morphologi-

schen Methoden und konnte sich mit den neuen Errungenschaften und experimentellen Arbeiten nicht mehr anfreunden (s. oben). HAECKEL entwickelte sich also zum **Spezialisten**[13] für Radiolarien, Kalkschwämme und Medusen und trug dadurch wesentlich dazu bei, die Vielfalt und Bedeutung dieser „wirbellosen" Tiere für die Aufklärung der Phylogenie und entscheidende Abschnitte der Evolution, nämlich dem Übergang von der Ein- zur Mehrzelligkeit, zu erkennen. Seine Untersuchungen an umfangreichem Material verdeutlichen die Wichtigkeit von Sammlungen (und damit der Museen) für die Erforschung der Variabilität (MILLER 1985; SCHMINKE 1996). Vorträge und populäre Bücher gaben dieses „Spezialwissen", aber vor allem den Entwicklungsgedanken, überdies an eine breite Öffentlichkeit weiter.

Mittlerweile ist der Kenntniszuwachs bei den meisten Tiergruppen derart groß, daß nur mehr einzelne Gattungen, Familien oder Ordnungen in aller Gründlichkeit überblickt werden können (s. Kap. 6; Abb. 39-41). Sehr rasch hat sich in diesem Jahrhundert nicht nur die Anzahl der bekannte Arten (Abb. 41), sondern auch die Anzahl der Forscher und der Publikationsorgane vergrößert[14]. Monographien, die einen detaillierten aktuellen Überblick gewährleisten sollen, sind mehr oder weniger schnell überholt und die in vielen verschiedenen Fachzeitschriften verstreuten kleineren Beiträge immer schwerer zu bekommen. Den zunehmenden Problemen mit der Datenfülle versucht man mit verschiedenen Regelwerken (z. B. ICZN 1985) und Referierorganen (z. B. Zoological Record) beizukommen. Heutzutage wachsen die Zahl wissenschaftlichen Publikationen, die Zahl von Fachzeitschriften und die Zahl neuer Fachgebiete exponentiell mit Verdoppelungsintervallen von 10-15 Jahren.

Infolge des rasanten Wissenszuwachses seit Ende des 19. Jahrhunderts war die vermeintliche Einheit der Biologie durch die Evolutionstheorie nicht von langer Dauer. Die Erfolge der Genetik und Molekularbiologie (s. Beitrag SCHLEGEL in diesem Band) beschleunigten den Zerfall der Biologie in stille, konservative und laute, progressive Sektoren. Dementsprechend gibt es derzeit „klassische", d. h. überholte, und aktuelle, d. h. „eigentliche" Fragestellungen, wovon die letzteren bevorzugt, wenn nicht gar exklusiv zu fördern seien (vgl. SCHALLER 1992). Die Entwicklung der modernen Biologie hat daher zu einer besorgniserregenden Asymmetrie des Forschungsinteresses geführt: „Im Glauben, ‚das Leben an sich' erforschen zu können, verlor sie die ‚Lebensträger', nämlich die Organismen, zu oft aus dem Blick" (STEININGER 1997: 10).

Die Erforschung der Artenvielfalt hat in den letzten Jahrzehnten forschungspolitisch weltweit nur eine untergeordnete Rolle gespielt. Das zeigt sich z. B. darin, daß in dieser Zeit nur etwa 1 % der bekannten Arten Gegenstand intensiver wissenschaftlicher Forschung waren (HASKELL & MORGAN 1988). Eine Zusammenstellung der Veröffentlichungen über Staatsquallen (Siphonophoren) in den Jahren 1978 bis 1997 ergab, daß von 159 Beobachtungen 61 % auf nur zwei Gattungen, 24 % auf drei weitere Gattungen und 15 % auf 18 Gattungen entfallen (Quelle: Zoological Record). Diese Beispiele lassen ahnen, wie schmal die Basis für Verallgemeinerungen in der Biologie eigentlich ist (vgl. STEININGER 1997). Wirbeltiere erhalten zehnmal so viel Aufmerksamkeit wie Pflanzen; Wirbellose dagegen lediglich ein Zehntel (KÖNIG & LINSENMAYR 1996). Besonders sehr kleine und unscheinbare Organismen sind heute noch in unverhältnismäßig geringem Maße erfaßt (s. oben). Selbst die Pflanzen- und Tierbestände – Flora und Fauna – der bereits besser durchforschten gemäßigten Zonen sind noch keineswegs ausreichend bekannt; für die Tropen gilt dies in weit stärkerem Maße (s. WEBERLING & STÜTZEL 1993).

Trotz jahrhundertelanger Forschung ist dementsprechend das Ausmaß der biologischen Vielfalt – mit einem neuen Fachterminus auch „Biodiversität" genannt – auf dieser Erde immer noch ungeklärt. Seit technologischer Fortschritt es ermöglicht, früher fast unzugängliche Lebensräume und geographische Regionen (Tiefsee, Polargebiete, Kronenregionen der Regenwälder, untermeerische Höhlen) immer besser zu erkunden, kommt es überdies zu revolutionären Veränderungen der Vorstellungen über das wahre Ausmaß der Biodiversität (WILSON 1992a, b). Heute sind rund 1,7 Millionen Arten

beschrieben. Die Schätzungen der tatsächlichen Artenzahl streuen stark. Nach vorsichtigen Annahmen sind es 12,5 Millionen, andere gehen bis zu 100 Millionen (SAVAGE zit. n. STEININGER 1997). Noch überraschender ist die Anzahl der wichtigen neuen Grund„bau"pläne von Lebewesen, die in den letzten Jahrzehnten entdeckt oder zumindest anerkannt worden sind. Beispielsweise wurde der neue Stamm der Bartwürmer (Pogonophora) erst im Jahre 1937 beschrieben, der der Kiefermündchen (Gnathostomulida) sogar erst 1956. Der einzige überlebende Quastenflosser *Latimeria* wurde 1938 entdeckt, der „primitive" Mollusk *Neopilina* 1956 und die reliktäre Krebsgruppe Cephalocarida 1955. Daß *Trichoplax*, der am einfachsten gebaute vielzellige Organismus ist, erkannte man erst in den siebziger Jahren (MAYR 1984: 195). In den vergangenen 20 Jahren sind mindestens 6 Protozoen- und 20 Metazoenstämme errichtet worden (Quelle: Zoological Record). Morphologie und Systematik sind demnach keine abgeschlossenen Disziplinen der Zoologie, sondern höchst lebendige, forschungsbedürftige Arbeitsgebiete.

Nach wie vor aber werden an den Universitäten die Ausbildung in Morphologie und Systematik zugunsten der Ausbildung in zellbiologischen, genetischen, molekularbiologisch-biochemischen Teildisziplinen der Biologie zurückgedrängt. Die Folgen sind Mangel an qualifiziertem Nachwuchs und Übernahme z. B. faunistischer Gutachten bzw. ökologischer Projekte durch Personen, die aufgrund ihrer Ausbildung dafür nicht gerade prädestiniert sind (vgl. SCHMINKE 1990, 1994, 1997; SCHALLER 1992). Diesem Mißstand abzuhelfen in einer Zeit, in der Biodiversität zum Schlagwort wird, ist Anliegen einer derzeit kleinen Minderheit von „klassischen" Biologen (im deutschsprachigen Raum z. B. KRAUS & KUBITZKI 1982; SCHMINKE 1990, 1994, 1996, 1997; WESTHEIDE & SCHMINKE 1992; ZWÖLFER 1992; WEBERLING & STÜTZEL 1993; KÖNIG & LINSENMAIR 1996; AESCHT 1997; FOISSNER 1997; STEININGER 1997).

Das Studium der Naturgeschichte befand sich lange Zeit, besonders im 18. Jahrhundert, fast völlig in den Händen von „Laien", im Sinne von nicht berufsmäßig damit befaßten Personen (vgl. MAYR 1984). Die oben geschilderte Aufsplitterung der Disziplinen und fortschreitende Spezialisierung im akademischen Bereich haben dazu geführt, daß für zahlreiche Organismengruppen qualifizierte Amateure ein zusätzliches und unersetzliches Forschungspotential auf taxonomischem Gebiet bilden, daher sollten die Arbeiten dieses Personenkreises möglichst gestützt und gezielt gefördert werden (vgl. SCHMINKE 1990, 1994, 1997). Besonders bedenklich in diesem Zusammenhang ist auch die Rolle der naturkundlichen Museen, deren personeller und finanzieller Spielraum es immer weniger erlaubt, den zusätzlichen Aufgaben als Bewahrer der schwindende Vielfalt sowie als Umweltdokumentationszentren nachzukommen (MILLER 1985; SCHMINKE 1996).

8 Dank

Frau Dr. E. KRAUßE (Ernst-Haeckel-Haus, Jena) danke ich für manchen bibliographischen Hinweis und angeregte Diskussionen. Bilder wurden freundlicherweise von Univ.-Prof. Dr. W. FOISSNER (Universität Salzburg), Dr. J. VACELET (Centre d'Oceanographie de Marseille), Dr. H. NEMESCHKAL (Universität Wien), Mag. H. BLATTERER (Gewässerschutzabteilung, OÖ. Landesregierung) zur Verfügung gestellt. Für bibliographische und phototechnische Hilfen danke ich Frau W. FAIßNER, Frau K. WURZINGER, Herrn F. WALZER, Frau W. STANDHARTINGER und Herrn J. PLASS vom OÖ. Landesmuseum.

9 Zusammenfassung

Biologische Systematik als untergeordnete Aufgabe zu betrachten, war Mitte des 19. Jahrhunderts ebenso gang und gäbe wie es Ende des 20. Jahrhunderts ist. Auch Ernst HAECKEL (1834-1919) hatte andere Prioritäten und zwar die Suche nach der stammesgeschichtlichen (genealogischen) Verwandtschaft, dennoch hat er zwischen 1860 und 1890 an die 2000 Gattungsnamen errichtet und mehr als 3500 neue Arten von Strahlentierchen (Radiolarien), Kalkschwämmen (Calcarea), Medusen (v. a. Scyphozoa und Cubozoa) und Staatsquallen (Siphonophora) beschrieben. Nach DARWINS „Origin of species" von 1859 war HAECKEL somit einer der ersten, die den allmählichen Artwandel und das neu entdeckte Kriterium der biologischen Klassifikation, die gemeinsame Abstammung, an zahlreichen Vertretern aus Tiergruppen an Schlüsselstellen der Evolution anzuwenden versuchten. Von welchen Voraussetzungen er dabei ausging, ob die von ihm forcierte Auflösung von Systematik in Phylogenetik (Stammesgeschichtsforschung) möglich ist und wie der Stand der Forschungen bezüglich der von ihm untersuchten Gruppen aus den tierischen Einzellern (Protozoen), Schwämmen (Porifera) und Nesseltieren (Cnidaria) 100 Jahre später ist, soll in diesem Beitrag beleuchtet werden. Es zeigt sich, daß die deszendenztheoretische Umdeutung von statisch morphologischen Merkmalen und Ähnlichkeitsvorstellungen bald an Grenzen stieß und eigene Forschungsmethoden erforderlich sind, die u. a. von qualitativen Neuheiten (Apomorphien) und nicht der Summe von (möglicherweise konvergenten) Ähnlichkeiten bzw. ursprünglichen Merkmalen (Plesiomorphien) ausgehen. Die Bestandesaufnahme und die Rekonstruktion der Abstammungsgeschichte, vor allem der wirbellosen Tiere, ist von einem vorläufigen Abschluß noch weit entfernt. Die biologische Systematik stellt somit ein höchst bewegtes, forschungsbedürftiges Arbeitsgebiet dar, sonst bleibt die Entwicklung und Erhaltung der biologischen Vielfalt – mit einem neuen Fachterminus auch „Biodiversität" genannt – eines der größten unverstandenen Schlüsselprobleme der Naturwissenschaft.

10 Literatur

AESCHT E. (1997): Die artenlose Minimalökologie am Beispiel der Bodenprotozoen - eine Kritik. — Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz **69**: 19-29.

ANDERSON O.R. (1983): Radiolaria. — Springer Verl., New York, Berlin.

ARAI M.N. (1997): A funcional biology of Scyphozoa. — Chapman & Hall, London, Weinheim.

AX P. (1984): Das phylogenetische System. — G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York.

AX P. (1985): Die stammesgeschichtliche Ordnung in der Natur. — Abh. Akad. Wiss. Lit., math.-naturw. Kl. **1985/4**: 1-31.

AX P. (1995): Das System der Metazoa. I. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. — G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York.

BAUMGARTNER P.O. (1980): Late jurassic Hagiastridae and Patulibracchiidae (Radiolaria) from the Argolis Peninsula (Peloponneses, Greece). — Micropaleontology (New York) **26**: 274-322.

BAUMGARTNER P.O. (1984): Middle Jurassic/Early cretaceous low latitude radiolarian zonation based on Unitary Associations and age of Tethyan radiolarites. — Eclogae Geol. Helvet. **77**: 729-841.

BAYERTZ K. (1987): GenEthik: Probleme der Technisierung menschlicher Fortpflanzung. — rowohlts enzyklopädie, Reinbeck bei Hamburg.

BENDER R. (1998): Der Streit um Ernst HAECKELS Embryonenbilder. — Biol. uns. Zeit **28**: 157-165.

BERGQUIST P.R. (1978): Sponges. — Hutchinson, London & Univ. Calif. Press, Berkeley, Los Angeles.

BIGELOW H.B. (1911): The Siphonophora. Reports of the scientific research expedition to the tropical Pacific. — Albatross XXIII. Mem. Mus. comp. Zool. Harv. **38**: 173-401.

BIGELOW H.B. (1919): Hydromedusae, siphonophores, and ctenophores of the „Albatross" Philippine expedition. — United States National Museum **100**: 279-362.

BIGELOW H.B. & M. SEARS (1937): Siphonophorae. — Rep. Dan. oceanogr. Exped. Mediterr. II (Biology) **2**: 1-144.

BJORKLUND K.R. & R.M. GOLL (1979): Internal skeletal structures of *Collosphaera* and *Trisolenia*: A case of repetitive evolution in the Collosphaeridae (Radiolaria). — J. Paleontol. **53**: 1293-1326.

BJORKLUND K., PETRUSHEVSKAYA M.G. & S.D. STEPYANYANTS (Eds.) (1984): Morphology, ecology and evolution of radiolarians. — Proc. 4th Symp. Europ. Radiol. Res., Eurorad 4, 15-19 Oct. 1984, Leningr.

BOLTOVSKOY D. & W.R. RIEDEL (1980): Polycystine Radiolaria from the southwestern Atlantic Ocean plankton. — Micropaleontologia **12**: 99-146.

BOROJEVIC R. & N. BOURY-ESNAULT (1987): Calcareous sponges collected by N. O. Thalassa on the continental margin of the Bay of Biscaye: 1. Calcinea. — NATO Adv. Sci. Inst. Ser. Ser. G Ecol. Ser. **13**: 1-27.

BOROJEVIC R., BOURY-ESNAULT N. & J. VACELET (1990): A revision of the supraspecific classification of the subclass Calcinea (Porifera, class Calcarea). — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Sect. A Zool. Biol. Ecol. Animal. **12**: 243-276.

BOURY-ESNAULT N. & K. RÜTZLER (Eds.) (1997): Thesaurus of sponge morphology. — Smithsonian Contr. Zool. **596**: 1-55.

BRANDT K. (1881): Untersuchungen an Radiolarien. — Mon. ber. Brtl. Akad. **1881**: 388-404, Taf. 1.

BRAUN A. (1990): Radiolarien aus dem Unter-Karbon Deutschlands. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **133**: 1-177.

BRIDGE D., SCHIERWATER B., CUNNINGHAM C.W., SALLE R. de & L.W. BUSS (1992): Mitochondrial DNA structure and the phylogenetic relationships of recent Cnidaria classes. — Proc. Natl. Acad. USA **89**: 8750-8753.

BRÜMMER F., KOCH I. & H.-J. NIEDERHÖFER (1994): Wirbellose Meeresbewohner. — Stuttg. Beitr. Naturk., Ser. C **37**: 1-89.

BÜTSCHLI O. (1882a): Beiträge zur Kenntniss der Radiolarien-Skelette, insbesondere der der Cyrtida. — Z. wiss. Zool. **36**, 485-540, Taf. 31-33.

BÜTSCHLI O. (1882b): Radiolaria. Zusammenfassende Darstellung der Klasse. — In: BRONN H.G. (Hrsg.): Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Vol. I, Winter'sche Verl.handl., Leipzig, Heidelberg, 332-478, Taf. 17-32.

BÜTSCHLI O. (1889): Protozoa. Abt. III. Infusoria und System der Radiolaria. — In: BRONN H.G. (Hrsg.): Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Vol. I, Winter'sche Verl.handl., Leipzig, Heidelberg, 1098-2035 (1887-89).

CACHON J. & M. CACHON (1968): Les processus sporogénétiques du radiolaire *Sticholonche zanclea* HERTWIG. — Arch. Protistenk. **111**: 87-99.

CACHON J. & M. CACHON (1971a): Le système axopodial des nasselaires. Origine, organisation et rapports entre le péridinien et la méduse-hote. — Arch. Protistenk. **113**: 293-305.

CACHON J. & M. CACHON (1971b): Recherches sur le métabolisme de la silice chez les radiolaries. Absorption et excrétion. — C. R. Acad. Sci., Paris **272**: 1652-1654.

CACHON J. & M. CACHON (1972a): Le système axopodial des radiolaires sphaeroides. I. Les centroaxoplastidés. — Arch. Protistenk. **114**: 51-64.

CACHON J. & M. CACHON (1972b): Les modalités du dépot de la silice chez les radiolaires. — Arch. Protistenk. **114**: 1-13.

CACHON J. & M. CACHON (1972c): Ultrastructures comparées des systèmes axopodiaux des radiolaires. — 11ème Réunion G.P.L.F., Lille.

CACHON J. & M. CACHON (1976a): The axopodial system of Collodariae (polycystic Radiolariae). 1. The exo-axoplastidiata. — Arch. Protistenk. **118**: 227-234.

CACHON J. & M. CACHON (1976b): The axopods of radiolaria in their free and ectoplasmic part, structure and function. — Arch. Protistenk. **118**: 310-320.

CACHON J. & M. CACHON (1977): The axopodial system of Collodariae (polycystic Radiolariae). 2. *Thalossolampe margarodes* HAECKEL. — Arch. Protistenk. **119**: 401-406.

CACHON J. & M. CACHON (1978a): Infrastructural constitution of the microtubuli of the axopodial system of Radiolaria. — Arch. Protistenk. **120**: 229-232.

CACHON J. & M. CACHON (1978b): Radiolarien, Orchideen des Meeres. — Bild Wiss. **7**: 36-47.

CACHON J. & M. CACHON (1985): Acantharia, Polycystines, Phaeodaria. — In: LEE J., HUTNER S.H. & E. BOVEE (Eds.): An illustrated guide to the protozoa. Soc. Protozoologists, Lawrence, Kansas, 274-302.

CALDER D.R. (1990): Shallow-water hydroids of Bermuda: The Thecata, exclusive of Plumularioidea. — Roy. Ontar. Mus. Life Sci. Contr. **154**: 1-140.

CANDOLLE A.P. de (1813): Théorie élémentaire de la botanique. — Paris.

CARTER E.S. (1993): Biochronology and paleontology of uppermost Triassic (Rhaetian) radiolarians, Queen Charlotte Islands, British Columbia, Canada. — Mem. Geol. (Lausanne) **11**: 1-175.

CASEY R.E. (1977): The ecology and distribution of recent Radiolaria. — In: RAMSAY A.T.S. (Ed.): Oceanic micropalaeontology. Acad. Press, London, New York, San Francisco **1**: 809-845.

CAULET J.P. & C. NIGRINI (1988): The genus *Pterocorys* (Radiolaria) from the tropical Late Neogene of the Indian and Pacific Oceans. — Micropaleontology (New York) **34**: 217-235.

CHARGAFF E. (1980): Unbegreifliches Geheimnis: Wissenschaft als Kampf für und gegen die Natur. — Klett-Cotta, Stuttgart.

CHATTON E. (1925): L'origine péridienne des radiolaires et l'interprétation parasitaire de l'anisosporogenése. — C. R. Acad. Sci., Paris **98**: 309.

CHENG Y.N. (1986): Taxonomic studies on Upper Paleozoic Radiolaria. — Nat. Mus. Nat. Sci. Spec. Publ. (Taichung) **1**: i-viii, 1-311.

CIENKOWSKI L. (1871): Ueber Schwärmer-Bildung bei Radiolarien. — Arch. mikr. Anat. EntwMech. **7**: 372-381, Taf. 29.

CLAUS C. (1882): Zur Wahrung der Ergebnisse meiner Untersuchungen über *Charybdea* als Abwehr gegen den Haeckelismus. — Arb. Zool. Inst. Wien **4**: 1-14.

CLAUS C. (1886): Ueber die Classification der Medusen, mit Rücksicht auf die Stellung der sog. Peromedusen, der Periphylliden und Pericolpiden. — Arb. Zool. Inst. Wien **7**: 1-24.

CLAUS C. (1892): Über die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza, Aurelia* und *Chrysaora,* sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen. — Arb. Zool. Inst. Wien **10**: 1-70.

CORLISS J.O. (1984): The kingdom Protista and its 45 phyla. — BioSystems **17**: 87-126.

CORNELIUS P.F.S. (1975): A revision of the species of Lafoeidae and Haleciidae (Coelenterata: Hydroidea) recorded from Britain and nearby seas. — Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool. **28**: 373-426.

CORNELIUS P.F.S. (1990): European *Obelia* (Cnidaria, Hydroida). Systematics and identification. — J. Nat. Hist. **24**: 535-578.

DARWIN C. (1851-1853): A monograph of the subclass Cirripedia. — Ray Soc., J. MURRAY, London.

DARWIN C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. — J. MURRAY, London.

DAUM A. (1995): Naturwissenschaftlicher Journalismus im Dienste der darwinistischen Weltanschauung: Ernst KRAUSE alias Carus STERNE, Ernst HAECKEL und die Zeitschrift Kosmos. — Mauritiana (Altenburg) **15**: 227-245.

DEFLANDRE G. (1953): Radiolaries fossiles. — In: GRASSÉ P.P. (Ed.): Traité de Zoologie, Vol. I, fasc. 2. Masson et Cie, Paris, 389-436.

DIERSCHE V. (1980): Die Radiolarite des Oberjura im Mittelabschnitt der Nördlichen Kalkalpen. — Geotekt. Forsch. **58**: 1-217.

DONOFRIO D.A. & H. MOSTLER (1978): Zur Verbreitung der Saturnalidae (Radiolarien) im Mesozoikum der Nördlichen Kalkalpen und Südalpen. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **7**: 1-55.

DUMITRICA P. (1986): Internal morphology of the Saturnalidae (Radiolaria): Systematic and phylogenetic consequences. — Revue Micropaleontol. **28** (1985): 181-196.

DUMITRICA P. (1989): Internal skeletal structures of the superfamily Pyloniacea (Radiolaria), a basis of a new systematics. — Revista Esp. Micropaleontol. **21**: 207-264.

DUMONT H.J. (1994): The distribution and ecology of the freshwater- and brackish-water medusae of the world. — Hydrobiologia **272**/1-3: 1-12.

DUNIKOWSKI W. VON (1882): Die Spongien, Radiolarien und Foraminiferen der unterliassischen Schichten vom Schafberg bei Salzburg. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Klasse, 2. Abt. **45**: 163-194, Taf. 1-6.

EDWARDS M.A. & A.T. HOPWOOD (Eds.) (1966): Nomenclator Zoologicus. Vol. VI: 1946-1955. — Zool. Soc. London.

EDWARDS M.A. & M.A. TOBIAS (Eds.) (1993): Nomenclator Zoologicus. Vol. VIII 1966-1977. — Zool. Soc. London.

EDWARDS M.A. & H.G. VEVERS (Eds.) (1975): Nomenclator Zoologicus. Vol. VII: 1956-1965. — Zool. Soc. London.

EHRENBERG C.G. (1838): Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. — Voss Verl., Leipzig.

EHRENBERG C.G. (1839): Über die Bildung der Kreidefelsen und des Kreidemergels durch unsichtbare Organismen. — Abh. Akad. Wiss. Berlin **1838**: 59-148, Taf. 1-4.

EHRENBERG C.G. (1847): Über die mikroskopischen kieselschaligen Polycystinen als mächtige Gebirgsmasse von Barabados und über das Verhältnis der aus mehr als 300 neuen Arten bestehenden ganz eigentümlichen Formengruppe jener Felsmasse zu den lebenden Thieren und zur Kreidebil. — Mon.ber. preuss. Akad. Wiss. Berlin **1847**: 40-60.

EHRENBERG C.G. (1854): Mikrogeologie. Das Erden und Felsen schaffende Wirken des unsichtbaren kleinen selbständigen Lebens auf der Erde. — Voss Verl., Leipzig.

EHRENBERG C.G. (1872): Mikrogeologische Studien als Zusammenfassung seiner Beobachtungen des kleinsten Lebens des Meeres-Tiefgründe aller Zonen und dessen geologischen Einfluss. — Mon.ber. preuss. Akad. Wiss. Berlin **1872**: 265-322.

EHRENBERG C.G. (1875): Fortsetzung der mikrogeologischen Studien als Gesammt-Uebersicht der mikroskopischen Paläontologie gleichartig analysierter Gebirgsarten der Erde, mit specieller Rücksicht auf den Polycystinen-Mergel von Barbados. — Abh. preuss. Akad. Wiss. Berlin **1875**: 1-226.

EMPSON-MORIN K.M. (1981): Campanian Radiolaria from DSDP site 313, mid-Pacific mountains. — Micropaleontology (New York) **27**: 249-292.

ENGESER T. & H.H. NEUMANN (1986): Ein neuer verticillitider 'Sphinctozoe' (Demospongiae, Porifera) aus dem Campan der Krappfeld-Gosau (Kärnten, Österreich). — Mitt. Geol.-Palaeont. Inst. Univ. Hamb. **61**: 149-159.

ERBEN H.K. (1990): Evolution. Eine Übersicht sieben Jahrzehnte nach Ernst HAECKEL. — F. Enke Verl. (Haeckel-Bücherei **1**), Stuttgart.

ESCHSCHOLTZ J.F. (1829): System der Acalephen, eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahltiere. — F. Dümmler, Berlin.

FAUPL P. & A. BERAN (1983): Diagenetische Veränderungen an Radiolarien- und Schwammspicula-führenden Gesteinen der Strubbergschichten (Jura, Nördliche Kalkalpen, Österreich). — Neues Jb. Geol. Paläontol. Monatshefte **1983**: 129-140.

FAUTIN D.G. & R.N. MARISCAL (Eds.) (1991): Cnidaria: Anthozoa. — In: HARRISON F.W. (Ed.): Microscopic anatomy of invertebrates. Wiley-Liss, New York **2**, 267-358.

FEBVRE J. (1977): La division nucléaire chez les acanthaires. I. Étude ultrastructurale de la mitose. Comparaison avec la caryogenèse d'autres organismes. — J. Ultrastruct. Res. **60**: 279-295.

FEBVRE J. (1979): Ultrastructural study of zooxanthellae of three species of Acantharia (Protozoa: Actinopoda), with details of their taxonomic position in the Pyrmnesiales (Pyrmnesiophyceae HIBBERD, 1976). — J. Mar. Biol. Assoc. Unit. Kingd. **59**: 215-226.

FEBVRE-CHEVALIER C. (1990): Phylum Actinopoda, Class Heliozoa. — In: MARGULIS, CORLISS J.O., MELKONIAN M. & D.J. CHAPMAN (Eds.): Handbook of Protoctista. Jones & Bartlett Publ., Boston, 419-437.

FISCHER E.P. (1987): Sowohl als auch. Denkerfahrungen der Naturwissenschaften. — Rasch & Röhrning Verl., Hamburg, Zürich.

FLÜGEL E. & H. MEIXNER (1972): Pyritisierte Spongien-Nadeln und Radiolarien aus Oberalmer-Kalken (Malm) des Weißenbachtales SW Strobl/Wolfgangsee (Salzburg). — In: BACHMAYER F. & H. ZAPFE (Eds.): EHRENBERG-Festschrift. Öst. Paläontol. Ges., Wien, 187-194, Taf.1, 2.

FLÜGEL E., LEIN R. & B. SENOWBARI-DARYAN (1978): Kalkschwämme, Hydrozoen, Algen und Mikroproblematika aus den Cidarisschichten (Karn, Ober-Trias) der Mürztaler Alpen (Steiermark) und des Gosaukammes (Oberösterreich). — Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Österr. **25**: 153-195.

FLÜGEL H.W. & N. HUBAUER (1984): *Torusphyllum* n. g., eine neue Rugosa aus dem Mitteldevon des Hochlantsch (Grazer Palaeozoicum, Stmk.). — Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark **114**: 77-82.

FLÜGEL H.W. & B. HUBMANN (1994): Catalogus fossilium Austriae: ein systematisches Verzeichnis aller auf österreichischem Gebiet festgestellten Fossilien. Heft 4c/1a. Anthozoa palaeozoicea: Rugosa. — Catalogus Faunae Austriae.

FOISSNER W. (1997): Global soil ciliate (Protozoa, Ciliophora) diversity: A probability-based approach using large sample collections from Africa, Australia and Antarctica. — Biodiv. Conserv. **6**: 1627-1638.

FRY W.G. (1979): Taxonomy, the individual and the sponge. — Syst. Assoc. Spec. Vol. **11**: 49-80.

GEGENBAUR C. (1854): Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren). — Z. wiss. Zool. **5**: 285-343, Taf. 16-18.

GEGENBAUR C. (1856): Versuch eines Systems der Medusen, mit Beschreibung neuer oder wenig bekannter Formen; zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna des Mittelmeeres. — Z. wiss. Zool. **7**: 202-273, Taf. 7-10.

GEGENBAUR C. (1859): Neue Beiträge zur näheren Kenntniss der Siphonophoren. — Nova Acta Acad. Nat. Curios **27**: 332-424, Taf. 27-33.

GÖKE G. (1958): Formenzauber der Radiolarien. — Mikrokosmos **47**: 271-276.

GÖKE G. (1960): Einführung in das Studium der Radiolarien Teil III: Stammesgeschichte, Skelettbau und System. — Mikrokosmos **49**: 298-303.

GÖKE G. (1963): Meeresprotozoen (Foraminiferen, Radiolarien, Tintinninen). — Kosmos, Franckh'sche Verl.handl., Stuttgart.

GOLL R.M. (1978): Five trissocyclid Radiolaria from site 338. — Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, Suppl. **38-41**: 177-191.

GOLL R.M. (1979): The neogene evolution of *Zygocircus*, *Neosemantis* and *Callimitra*: their bearing on nassellarian classification. A revision of the Plagiacanthoidea. — Micropaleontology (New York) **25**: 365-396.

GOLL R.M. (1980): Pliocene-pelistocene radiolarians from the East Pacifice rise and the Galapagos spreading center, Deep See Drilling Project Leg

54. — Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project **54**: 425-453.

GOLL R.M. & K.R. BJORKLUND (1980): The evolution of *Eucoronis fridtjofnanseni* n. sp. and its application to the Neogene biostratigraphy of the Norwegian-Greenland Sea. — Micropaleontology (New York) **26**: 356-371.

GOLL R.M. & K.R. BJORKLUND (1985): *Nephrospyris knutheieri* sp. n., an extant trissocyclic radiolarian (Polycystinea: Nasselaria) from the Norwegian-Greenland Sea. — Sarsia **70**: 103-118.

GOULD S.J. (1984): DARWIN nach DARWIN. Naturgeschichtliche Reflexionen. — Ullstein Verl., Frankfurt.

GRANT V. (1981): Plant speciation, 2nd edn. — Columbia Univ. Press, New York.

GRANT V. (1994): Evolution of the species concept. — Biol. Zbl. **113**: 401-416.

GRAßHOFF M. (1992a): Die Evolution der Schwämme I. Die Entwicklung des Kanalfiltersystems. — Natur Museum **122**: 201-210.

GRAßHOFF M. (1992b): Die Evolution der Schwämme II. Bautypen und Vereinfachungen. — Natur Museum **122**: 237-247.

GRELL K.G. (1993): 1. Stamm Protoza. – In: KAESTNER A. (Begr.): Lehrbuch der speziellen Zoologie. G. Fischer Verl., Jena, Stuttgart, New York **1**: 158-246.

GRUNER H.-E. (1993): Einführung. — In: KAESTNER A. (Begr.): Lehrbuch der speziellen Zoologie. G. Fischer Verl., Jena, Stuttgart, New York **1**: 1-156.

GRUNER H.-E., HANNEMANN H.-J., HARTWICH G. & R. KILIAS (1993): Wirbellose 1 (Protozoa bis Echiurida). — Urania Tierreich in sechs Bänden. Urania-Verl., Leipzig, Berlin **1**: 1-666.

GURSCH R. (1981): Die Illustrationen Ernst HAECKELS zur Abstammungs- und Entwicklungsgeschichte. Diskussion im wissenschaftlichen und nichtwissenschaftlichen Schrifttum. — P.D. Lang Verl., Frankfurt.

HABERMEHL G.G. (1994): Gift-Tiere und ihre Waffen. Eine Einführung für Biologen, Chemiker und Mediziner. Ein Leitfaden für Touristen, 5., aktual. erw. Aufl. — Springer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1861a): Über neue, lebende Radiolarien des Mittelmeeres. — Monatsber. Akad. Wiss. Berlin **1860**: 794-817.

HAECKEL E. (1861b): Fernere Abbildungen und Diagnosen neuer Gattungen und Arten von lebenden Radiolarien des Mittelmeeres. — Monatsber. Akad. Wiss. Berlin **1860**: 835-845.

HAECKEL E. (1862): Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria). Eine Monographie. Ein Band in Folio von 572 Seiten mit einem Atlas von 35 Kupfertafeln. — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1864a): Beiträge zur Kenntnis der Coryaeidean. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **1**: 60-112, Taf. 1-3.

HAECKEL E. (1864b): Beschreibung neuer craspedoter Medusen aus dem Golfe von Nizza. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **1**: 325-342.

HAECKEL E. (1864c): Die Familie der Rüsselquallen (Medusae Geryonidae). — Jen. Z. Med. Naturwiss. **1**: 435-469, Taf. 11, 12.

HAECKEL E. (1865a): Ueber den Sarcodekörper der Rhizopoden. — Z. wiss. Zool. **15**: 342-370, Taf. 26.

HAECKEL E. (1865b): Über fossile Medusen. — Z. wiss. Zool. **15**: 504-514, Taf. 39.

HAECKEL E. (1865c): Beiträge zur Naturgeschichte der Hydromedusen. Erstes Heft: Die Familie der Rüsselquallen (Geryonida). — A. Engelmann, Leipzig [Abdruck von 1864a, c].

HAECKEL E. (1865d): Über eine neue Form des Generationswechsels bei den Medusen und über die Verwandtschaft der Geryoniden und Äginiden. — Monatsber. Akad. Wiss. Berlin **1865**: 85-94.

HAECKEL E. (1866a): Generelle Morphologie der Organismen. I. Allgemeine Anatomie der Organismen. — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1866b): Generelle Morphologie der Organismen. II. Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Organismen. — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1866c): Die Familie der Rüsselquallen (Medusae Geryonidae) [Fortsetzung und Schluß]. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **2** (1865/66): 93-322, Taf. 4-6, 9.

HAECKEL E. (1866d): Über zwei neue fossile Medusen aus der Familie der Rhizostomiden. — Neue Jb. Mineralogie **1866**: 257-292, Taf. 5, 6.

HAECKEL E. (1868): Monographie der Moneren. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **4**: 64-137, Taf. 2, 3.

HAECKEL E. (1869a): Ueber die fossilen Medusen der Jurazeit. — Z. wiss. Zool. **19**: 538-562, Taf. 40-42.

HAECKEL E. (1869b): Zur Entwickelungsgeschichte der Siphonophoren. Beobachtungen über die Entwickelungsgeschichte der Genera *Physophora*, *Crystallodes*, *Athorybia*, und Reflexionen über die Entwickelungsgeschichte der Siphonophoren im allgemeinen. — C. van der Post, Utrecht.

HAECKEL E. (1869c): Über die Crambessiden, eine neue Medusenfamilie aus der Rhizostomen-Gruppe. — Z. wiss. Zool. **19**: 509-537, Taf. 38, 39.

HAECKEL E. (1869d): Über Arbeitsteilung in Natur und Menschenleben. — Lüderitz & Charisius, Berlin (Virchow-Holtzendorffs Sammlung IV. Ser. **78**: 194-323, 1 Taf.

HAECKEL E. (1870a): Ueber den Organismus der Schwämme und ihre Verwandtschaft mit den Corallen. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **5** (1869/70): 207-235.

HAECKEL E. (1870b): Prodromus eines Systems der Kalkschwämme. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **5** (1869/70): 236-254.

HAECKEL E. (1870c): Biologische Studien. Heft 1, Studien über Moneren und andere Protisten. — Leipzig.

HAECKEL E. (1871a): Nachträge zur Monographie der Moneren. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **6** (1870/71): 23-44, Taf. 2.

HAECKEL E. (1871b): Die Catallacten, eine neue Protisten-Gruppe. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **6** (1870/71): 1-22, Taf.1.

HAECKEL E. (1871c): Ueber die sexuelle Fortpflanzung und das natürliche System der Schwämme. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **6** (1870/71): 641-651.

HAECKEL E. (1872a): Die Kalkschwämme. Eine Monographie in zwei Bänden und einem Atlas mit 60 Tafeln Abbildungen Erster Band (Genereller Theil). Biologie der Kalkschwämme (Calcispongien oder Grantien). — G. Reimer, Berlin **1**: 1-484.

HAECKEL E. (1872b): Die Kalkschwämme. Eine Monographie in zwei Bänden und einem Atlas mit 60 Tafeln Abbildungen Zweiter Band (Spezieller Theil). System der Kalkschwämme (Calcispongien oder Grantien). — G. Reimer, Berlin **2**: 1-418.

HAECKEL E. (1872c): Die Kalkschwämme. Eine Monographie in zwei Bänden und einem Atlas mit 60 Tafeln Abbildungen Dritter Band (Illustrativer Theil). Atlas der Kalkschwämme. — G. Reimer, Berlin **3**: 60 Taf.

HAECKEL E. (1873): Ueber einige neue pelagische Infusorien — Jen. Z. Med. Naturwiss. **7** (1871/73): 561-568, Taf. 27, 28.

HAECKEL E. (1874a): Kalk- und Gallertspongien. — Zweite dt. Nordpolarfahrt **2**: 434-436.

HAECKEL E. (1874b): Über eine sechszählige fossile Rhizostomee und eine vierzählige fossile Semaeostomee. Vierter Beitrag zur Kenntnis der fossilen Medusen. — Jen. Z. Naturwiss. (N. F. 1) **8**: 308-330, Taf. 10, 11.

HAECKEL E. (1875): Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. — Jen. Z. Med. Naturwiss. **9**: 402-508, Taf. 19-25.

HAECKEL E. (1876a): Bemerkungen über die Organisation und das System der lebenden Spongien. — Zschr. Geol. Ges. **28**: 632.

HAECKEL E. (1876b): Arabische Korallen. Ein Ausflug nach den Korallenbänken des Roten Meeres und ein Blick in das Leben der Korallentiere. — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1877): Die Physemarien (Haliphysema und Gastrophysema), Gastraeaden der Gegenwart. — Jen. Z. Naturwiss. (N. F. 4) **11**: 1-54, Taf. 1-6.

HAECKEL E. (1879a): Das System der Medusen. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1878**, 78-80.

HAECKEL E. (1879b): Ueber die Organisation und Classifikation der Anthomedusen. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1878**: 105-107.

HAECKEL E. (1879c): Über die Phaeodarien, eine neue Gruppe kieselschaliger mariner Rhizopoden. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1879**: 151-157.

HAECKEL E. (1879d): Ueber die Organisation und Classifikation der Leptomedusen. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1879**: 1-3.

HAECKEL E. (1879e): Ursprung und Stammverwandtschaft der Ctenophoren. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1879**: 70-80.

HAECKEL E. (1879f): Ueber die Organisation und Classifikation der Tachymedusen. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1879**: 108-109.

HAECKEL E. (1879g): Ueber die Organisation und Classifikation der Narcomedusen. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1879**: 125-127.

HAECKEL E. (1879h): Ueber die Stammverwandtschaft zwischen Schirmquallen und Kammquallen, begründet durch eine neue Uebergangsform zwischen beiden. — Kosmos **3/5**: 348-356.

HAECKEL E. (1879i/1986): Das System der Medusen. Erster Teil einer Monographie der Medusen Mit einem Atlas von vierzig Tafeln [Reprint VCH, Weinheim, Deerfield Beach, Florida, 1986]. — Denkschr. med.-naturwiss. Ges. Jena **1** (1879/80): 1-672.

HAECKEL E. (1879j): Natürliche Schöpfungs-Geschichte. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Entwicklungslehre im Allgemeinen und diejenige von DARWIN, GOETHE und LAMARCK im Besonderen, 7. Aufl. — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1880a): Ueber die Organisation und Classifikation der Acraspeden. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1880**: 20-26.

HAECKEL E. (1880b): Ueber die Organisation und Classifikation der Discomedusen. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1880**: 51-54.

HAECKEL E. (1880c): Ueber die Acraspeden-Arten des Mittelmeeres. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1880**: 69-71.

HAECKEL E. (1881a): Monographie der Medusen. Zweiter Theil. Erste Hälfte: Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise. Zweite Hälfte: Der Organismus der Medusen. — G. Fischer Verl., Jena.

HAECKEL E. (1881b): Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Teratologie der Medusen. — G. Fischer Verl., Jena.

HAECKEL E. (1882a): Entwurf eines Radiolarien-Systems auf Grund von Studien des Challenger-Radiolarien. — Jen. Z. Naturwiss. (N. F. 8) **15** (1881/82): 418-472.

HAECKEL E. (1882b): Report on the deep-sea Medusae dregded by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. — Rep. Sci. Results Voyage H.M.S. Challenger 1873-76. Zoology **12** (1881): cv, 1-154, 32 Taf.

HAECKEL E. (1884a): Über die Ordnungen der Radiolarien. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1883**: 18-36.

HAECKEL E. (1884b): Die Geometrie der Radiolarien. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1883**: 104-108.

HAECKEL E. (1884c): Neue Gastraeaden der Tiefsee, mit Cement-Skelett. — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1883**: 84-89.

HAECKEL E. (1886): System der Acantharien (Acanthometren und Acanthophracten). — Sber. Jen. Ges. Med. Naturwiss. **1885**: 168-173.

HAECKEL E. (1887a): Report on the Radiolaria collected by HMS Challenger during the years 1873-76. First part. - Porulosa. (Spumellaria and Acantharia). — Rep. Sci. Results Voyage H.M.S. Challenger 1873-76. Zoology **18**: 1-888.

HAECKEL E. (1887b): Report on the Radiolaria collected by HMS Challenger during the years 1873-76. Second part. - Osculosa (Nasellaria and Phaeodaria). — Rep. Sci. Results Voyage H.M.S. Challenger 1873-76. Zoology **18**: 889-1893.

HAECKEL E. (1887c): Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria). Eine Monographie. 2: Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien. — G. Reimer Verl., Berlin **2**: 1-248, 64 Taf.

HAECKEL E. (1888a): Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria). Eine Monographie. 3: Die Acantharien oder actipyleen Radiolarien. — G. Reimer Verl., Berlin **3**: 1-27, 12 Taf.

HAECKEL E. (1888b): Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria). Eine Monographie. 4: Die Phaeodarien oder cannopyleen Radiolarien. — G. Reimer Verl., Berlin **4**: 1-25, 30 Taf.

HAECKEL E. (1888c): System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage. — Jen. Z. Naturwiss. (N. F. 15) **22**: 1-46.

HAECKEL E. (1888d): Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-187. — Rep. Sci. Results Voyage H.M.S. Challenger 1873-76. Zoology **28**: 1-380, 50 pls.

HAECKEL E. (1889): Report on the Deep-Sea Keratosa collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. — Rep. Sci. Results Voyage H.M.S. Challenger 1873-76. Zoology **32**: 1-92, pls. 1-8.

HAECKEL E. (1891): Plankton-Studien. — Jen. Z. Naturwiss. (N. F. 18) **25**: 232-336.

HAECKEL E. (1894): Systematische Phylogenie. Entwurf eines natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. I. Theil. Protisten und Pflanzen. — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1895): Systematische Phylogenie. Entwurf eines natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. III. Theil. Systematische Phylogenie der Wirbelthiere (Vertebraten). — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1896a): Die Amphorideen und Cystoideen. Beiträge zur Morphologie und Phylogenie der Echinodermen. Festschrift für Karl GEGENBAUR. — Engelmann, Leipzig.

HAECKEL E. (1896b): Die cambrische Stammgruppe der Echinodermen. Vorläufige Mitteilung. — Jen. Z. Naturwiss. (N. F. 23) **30** (1895/96): 393-404.

HAECKEL E. (1896c): Systematische Phylogenie der Wirbellosen Thiere (Invertebrata). Zweiter Theil des Entwurfs einer systematischen Phylogenie. — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1904): Kunstformen der Natur. — Bibliogr. Inst., Leipzig, Wien. [Die ersten Tafeln sind 1899 erschienen, weitere zwischen 1899 und 1904; vollständig lag das Werk aber erst 1904 vor.]

HAECKEL E. (1905): Der Monistenbund. Thesen zur Organisation des Monismus, 4.-5. Tausend. — Neuer Frankfurter Verl., Frankfurt a. M.

HAECKEL E. (1906): Prinzipien der generellen Morphologie der Organismen. Wörtlicher Abdruck eines Teiles der 1866 erschienenen Generellen Morphologie (Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft mechanisch begründet durch die von Charles DARWIN reformierte... — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1911): Natürliche Schöpfungs-Geschichte. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Entwicklungslehre im allgemeinen und diejenigen von DARWIN, GOETHE und LAMARCK im besonderen, 11. verb. Aufl. — G. Reimer Verl., Berlin.

HAECKEL E. (1916): Fünfzig Jahre Stammesgeschichte. Historisch-kritische Studien über die Resultate der Phylogenie. — G. Fischer Verl., Jena.

HAECKEL E. (1921): Italienfahrt. Briefe an die Braut 1859/1860. Eingeleitet und hrsg. von H. SCHMIDT. — Koehler Verl., Leipzig.

HARRISON F.W. & J.A. WESTFALL (Eds.) (1991): Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora. — Microscopic anatomy of invertebrates. Wiley-Liss, New York **2**: 1-436.

HARTMAN W.D., WENDT J.W. & F. WIEDENMAYER (1980): Living and fossil sponges. — Sedimenta **8**: 1-274.

HASLETT S.K. (1994): High-resolution radiolarian abundance data through the Late Pliocene Olduvai suchron of ODP Hole 677A (Panama Basin, eastern equatorial Pacific). — Revista Esp. Micropaleontol. **26**: 127-162.

HAUSMANN K. & N. HÜLSMANN (1996): „Einzellige Eukaryota", Einzeller. — In: WESTHEIDE W. & R. RIEGER (Hrsg.): Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York, 1-72.

HEBERER G. (Hrsg.) (1968): Der gerechtfertigte HAECKEL. Einblicke in seine Schriften aus Anlaß des Erscheinens seines Hauptwerkes „Generelle Morphologie der Organismen" vor 100 Jahren. — G. Fischer Verl., Stuttgart.

HEDWIG M. & W. SCHÄFER (1986): Vergleichende Untersuchungen zur Ultrastruktur und zur phylogenetischen Bedeutung der Spermien der Scyphozoa. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **24**: 109-122.

HELMCKE J.-G. & K. BACH (1990): Radiolaria. — Inst. Leichte Flächentragwerke, Stuttgart.

HEMLEBEN J. (1964): Ernst HAECKEL [, der Idealist des Materialismus] in Selbstzeugnissen und Bilddokumenten [16.-20. Taus. 1967]. — Rowolt Taschenbuch Verl., Reinbek.

HENNIG W. (1950): Grundsätze einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — Dt. Zentralverl., Berlin.

HENNIG W. (1982): Phylogenetische Systematik. — P. Parey Verl., Berlin, Hamburg.

HENTSCHEL E. (1923/1925): Erste Unterabteilung der Metazoa: Parazoa. — In: KRUMBACH T. (Hrsg.): Handbuch der Zoologie. Erster Band Protozoa Porifera Coelenterata Mesozoa. W. Gruyter & Co., Berlin, Leipzig, 307-418.

HERTWIG R. (1879): Der Organismus der Radiolarien. — Denkschr. med.-naturwiss. Ges. Jena **2**: 129-277, Taf. 6-16.

HOLLANDE A. & M. ENJUMET (1960): Cytologie; evolution et systématique des sphaeroides (Radiolaires). — Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, 7th Ser. **7**: 1-134.

HOLLANDE A., CACHON J. & M. CACHON-ENJUMET (1965): L'infrastructure des axopodes chez les radiolaires sphaerellaires périaxoplastidies. — C. R. Acad. Sci., Paris **261**: 1388-1391.

HOLLIS C.-J. (1997): Cretaceous-Paleocene Radiolaria from eastern Marlborough, New Zealand. — Inst. Geol. Nucl. Sci. Monogr. **17**: i-v, 1-152.

HOLSTEIN T. (1995a): Cnidaria: Hydrozoa. — In: SCHWOERBEL J. & P. ZWICK (Hrsg.): Süßwasserfauna von Mitteleuropa. G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York **1/2**: 1-110.

HOLSTEIN T. (1995b): Nematocyten. — Biol. uns. Zeit **25**: 161-169.

HOLZER H.L. (1980): Radiolaria aus Ätzrückständen des Malms und der Unterkreide der nördlichen Kalkalpen, Österreich. — Ann. Naturhist. Mus. Wien **83**: 153-167.

HOOPER J.N.A. & F. WIEDENMAYER (1994): Porifera. — Zool. Catalogue of Australia **12**: i-xiii, 1-624.

HUBMANN B. (1991): Alveolitidae, Heliolitidae und Helicosalpinx aus den Barradeinkalken (Eifelium) des Grazer Devons. — Jb. Geol. Bundesanst. **134**: 37-51.

HUBMANN B. (1995): Catalogus fossilium Austriae: ein systematisches Verzeichnis aller auf österreichischem Gebiet festgestellten Fossilien. Heft 4c/1b. Anthozoa palaeozoicea: Tabulata (inklusive Chaetetida und Heliolitida). — Catalogus Fossilium Austriae.

HULL D.L. (1976): Are species really individuals? — Syst. Zool. **25**: 174-191.

HULL D.M. (1996): Paleoceanographic and biostratigraphy of Paleogene radiolarians from the Norwegian-Greenland Sea. — Proc. Ocean Drilling Progr. Sci. Res. **151**: 125-152.

HUXLEY J.S. (Ed.) (1940): The new systematics. — Claredon Press, Oxford.

INTERNATIONAL COMMISSION OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (= ICZN) (1985): *International code of zoological* nomenclature. 3rd ed. February 1985. — Univ. California Press, Berkley, Los Angeles.

JUD R. (1994): Biochronology and systematics of early Cretaceous Radiolaria of the Western Tethys. — Mem. Geol. (Lausanne) **19**: 1-147.

KEITEL-HOLZ K. (1984): Ernst HAECKEL. Forscher – Künstler – Mensch. Eine Biographie. — R.G. Fischer Verl., Frankfurt a. M.

KELLY A. (1981): The descent of DARWIN. The popularization of darwinism in Germany. — Univ. North Carolina Press, Chapel Hill.

KIEßLING W. & A. ZEISS (1992): New palaeontological data from the Hochstegen Marble (Tauern Window, eastern Alps). — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **18** (1991-92): 187-202.

KILIAN E.F. (1993): 3. Stamm Porifera. — In: KAESTNER A. (Begr.): Lehrbuch der speziellen Zoologie. G. Fischer Verl., Jena, Stuttgart, New York **1**: 251-297.

KIRKPATRICK P.A. & P.R. PUGH (1984): Siphonophores and velellids. Keys and notes for the identification of the species. — Synopses of the British Fauna (New Series) **29**: 1-154.

KLAUTAU M., SOLE-CAVA A.M. & R. BOROJEVIC (1994): Biological systematics of sibling sympatric species of *Clathrina* (Porifera: Calcarea). — Biochem. Syst. Ecol. **22**: 367-375.

KLING S.A. (1979): Vertical distribution of polycystine radiolarians in the central north Pacific. — Mar. Micropaleonotol. **4**: 295-318.

KLING S.A. & D. BOLTOVSKOY (1995): Radiolarian vertical distribution patterns across the southern California Current. — Deep-Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. **42**: 191-231.

KNORRE D. VON (1985): Ernst HAECKEL als Systematiker – seine zoologisch-systematischen Arbeiten. — In: WILHELMI B. (Hrsg.): Leben und Evolution. Veröff. Friedrich-Schiller-Univ. Jena & G. Fischer Verl., Jena, 44-55.

KOZUR H. (1979): *Pessagosaturnalis* n. gen., eine neue Gattung der Saturnalidae DEFLANDRE, 1953 (Radiolaria). — Zschr. Geol. Wiss. **7**: 669-672.

KOZUR H. (1984): The Triassic radiolarian genus, *Triassocrucella* gen. nov. and the Jurassic *Hagiastrum* HAECKEL, 1882. — J. Micropalaeontol. **3**: 33-35.

KOZUR H. (1986): New radiolarian taxa from the Triassic and Jurassic. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **13** (1983-1986): 49-88.

KOZUR H. & H. MOSTLER (1972): Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil I: Revision der Oberfamilie Coccodiscacea HAECKEL 1862 emend. und Beschreibung ihrer triassischen Vertreter. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **2**: 1-60.

KOZUR H. & H. MOSTLER (1978): Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil II: Revision der Oberfamilie Trematodiscacea HAECKEL 1862 emend. und Beschreibung ihrer triassischen Vertreter. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **8**: 123-182.

KOZUR H. & H. MOSTLER (1979): Eine neue Radiolariengattung aus dem höheren Cordevol (Unterkarn) von Göstling (Österreich). — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **9**: 179-181.

KOZUR H. & H. MOSTLER (1980): Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil III: Die Oberfamilien Actinommacea HAECKEL 1862 emend., Artiscacea HAECKEL 1882, Multiarcusellacea nov. der Spumellaria und triassischen Nasselaria. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **9**: 1-132 (1979/80).

KOZUR H. & H. MOSTLER (1981): Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil IV:

Thalassosphaeracea Haeckel, 1862, *Hexastylacea* Haeckel, 1882 emend. Petrusevskaja, 1979, *Sponguracea* Haeckel, 1862 emend. und weitere triassische Lithocycliacea, *Trematodiscacea*, Actinommacea und Nasselaria. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck, Sonderbd. **1**: 1-208.

Kozur H. & H. Mostler (1983): Entactinaria subordo nov., a new radiolarian suborder. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **11/12**: 399-414.

Kozur H. & H. Mostler (1986): The polyphyletic origin and the classification of the Mesozoic saturnalids (Radiolaria). — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **13**: 1-47 (1983-1986).

Kozur H. & H. Mostler (1990): Saturnaliacea Deflandre and some other stratigraphically important Radiolaria from the Hettangian of Lenggries/Isar (Bavaria, northern calcareous Alps). — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **17**: 179-248.

Kozur H. & H. Mostler (1994): Anisian to Middle Carnia radiolarian zonation and description of some stratigraphically important radiolarians. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck, Sonderbd. **3**: 39-199.

Kozur H. & H. Mostler (1996): Longobardian (Late Ladinian) Oertlispongidae (Radiolaria) from the Republic of Bosnia-Hercegowina and the stratigraphic value of advanced Oertlispongidae. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck, Sonderbd. **4**: 105-193.

Kozur H., Krainer K. & H. Mostler (1996): Radiolarians and facies of the middle Triassic Loibl formation, South Alpine Karawanken moutains (Carinthia, Austria). — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck, Sonderbd. **4**: 195-269.

Krainer K. & H. Mostler (1992): Neue hexactinellide Poriferen aus der südalpinen Mitteltrias der Karawanken (Kärnten, Österreich). — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **18**: 131-150 (1991-1992).

Kramp P.L. (1961): Synopsis of the medusae of the world. — J. mar. biol. Ass. UK **40**: 1-469.

Kraus O. (1976): Phylogenetische Systematik und evolutionäre Klassifikation. — Verh. dt. zool. Ges. **69**: 84-99.

Kraus O. & K. Kubitzki (1982): Biologische Systematik. — Chemie, Weinheim.

Krauße E. (1984): Ernst Haeckel. — Teubner Verl., Leipzig [Biogr. herv. Nat.wiss. Techn. Med.] **70**: 1-148.

Krauße E. (1988): Zum Verhältnis von Wissenschafts- und Persönlichkeitsentwicklung: Ernst Haeckel. — Wiss. Zschr. F.-Schiller-Univ. Jena, Naturwiss. R. **37**: 279-287.

Krumbach T. (Hrsg.) (1923/1925): Handbuch der Zoologie. Erster Band Protozoa Porifera Coelenterata Mesozoa. — W. Gruyter & Co., Berlin, Leipzig.

Kugel H.W. (1987): Sphinctozoen aus den Auernigschichten des Nassfeldes (Oberkarbon, Karnische Alpen, Österreich). — Facies **16**: 143-155.

König B. & K.E. Linsenmair (Hrsg.) (1996): Biologische Vielfalt. — Spektrum Akad. Verl., Heidelberg, Berlin, Oxford.

Lackey J.B. (1959): Morphologie und Biologie von *Protospongia haeckeli*. — Trans. Amer. microsc. Soc. **78**: 202-205.

Lahm B. (1984): Spumellarienfauna (Radiolaria) aus den mitteltriassischen Buchensteiner-Schichten von Recoaro (Norditalien) und den obertriassischen Reiflingerkalken von Grossreifling (Österreich) - Systematik - Stratigraphie. — Münchn. geowiss. Abh., Reihe A Geol. & Palaeontol. **1**: 1-161.

Lamarck J.-B. de (1809): Philosophie zoologique. — Paris.

Larson R.J. (1986): Seasonal changes in the standing stocks, growth rates, and production rates of gelatinous predators in Saanich Inlet, British Columbia. — Mar. Ecol. Progr. Ser. **33**: 89-98.

Lefèvre W. (1984): Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie. — Ullstein Verl., Berlin.

Lendenfeld R. von (1894): Die Spongien der Adria: Die Kalkschwämme. — Z. wiss. Zool. **53**: 185-321, 361-433, Taf. 8-15.

Lombari G. & D.B. Lazarus (1988): Neogene cyclado-phorid radiolarians from north Atlantic, Antarctic and north Pacific deep-sea sediments. — Micropaleontology (New York) **34**: 97-135.

Lovejoy A.O. (1993): Die große Kette der Wesen. Geschichte eines Gedankens. — Suhrkamp (Suhrkamp-Taschenbuch Wissenschaft 1104), Frankfurt a. M.

Mackie G.O. (Ed.) (1976): Coelenterate ecology and behaviour. — Plenum Press, New York.

Mackie G.O., Pugh P.R. & J.E. Purcell (1987): Siphonophore biology. — Adv. mar. Biol. **24**: 97-262.

Mahner M. & M. Bunge (1997): Foundations of bio-philosophy. — Springer Verl., Berlin.

Mandl G.W. & A. Ondrejickova (1993): Radiolarien und Conodonten aus dem Meliatikum im Ostabschnitt der Nördlichen Kalkalpen, Österreich. — Jb. Geol. Bundesanst. **136**: 841-871.

Margulis L., Corliss J.O., Melkonian M. & D.J. Chapman (Eds.) (1990): The handbook of the Protoctista. — Jones & Bartlett Publ., Boston.

Margulis L. & K.V. Schwartz (1989): Die fünf Reiche der Organismen. — Spektrum Verl., Heidelberg.

Massera-Bottazzi E. & M.G. Abdreoli (1974): Distribution of Acantarea in the North Atlantic. — Arch. Oceanogr. Limnol. **18**: 115-145.

Massera-Bottazzi E. & M.G. Abdreoli (1975): Acantharia in the Atlantic Ocean. Analysis of plankton samples collected in the Gulf Stream (Crawford cruise 115 and Atlantis II cruise 38) and in the slope water (Crawford cruise 100). — Ateno Parmense, Acta Naturalia **19975**: 93-105.

Massera-Bottazzi E. & M.G. Abdreoli (1982): Distribution of Acantharia in the western Saragasso Sea in correspondence with „thermal forms". — J. Protozool. **29**: 162-169.

MASSERA-BOTTAZZI E., SCHREIBER B. & V.T. BOWEN (1971): Acantharia in the Atlantic Ocean, their abundance and preservation. — Limnol. Oceanogr. **16**: 677-684.

MAYR E. (1942): Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. — Columbia Univ. Press, New York.

MAYR E. (1967): Artbegriff und Evolution. — P. Parey Verl., Hamburg, Berlin.

MAYR E. (1970): Populations, species and evolution. — Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

MAYR E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — P. Parey Verl., Hamburg, Berlin.

MAYR E. (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt: Vielfalt, Evolution und Vererbung. — Springer Verl., Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.

MAYR E. (1995): Systems of ordering data. — Biol. Philos. **10**: 419-434.

MAYR E. & P. ASHLOCK (1991): Principles of systematic zoology. — McGraw-Hill, New York.

MILLER E.H. (Ed.) (1985): Museum collections: their role and future in biological research. — Br. Columbia Provincial Mus. Occas. Pap. Ser. **25**: 1-219.

MINELLI A. (1993): Biological systematics: The state of the art. — Chapman & Hall, London etc.

MÖBIUS K. (1887): Systematische Darstellung der Thiere des Plankton gewonnen in der westlichen Ostsee und auf einer Fahrt von Kiel in den Atlantischen Ocean bis jenseits der Hebriden. — Ber. Komm. wiss. Unters. dt. Meere **5**: 110-124, 2 Taf.

MÖHN E. (1984): System und Phylogenie der Lebewesen. — Schweizerbart'sche Verlagsbuchh., Stuttgart.

MORLEY J.J. & C. NIGRINI (1995): Miocene to Pleistocene radiolarian biostratigraphy of North Pacific sites 881, 884, 885, 886, and 887. — Proc. Ocean Drilling Progr. Sci. Res. **145**: 55-91.

MOSTLER H. (1978): Ein Beitrag zur Microfauna der Pötschenkalke an der Typlokalität unter besonderer Berücksichtigung der Poriferenspiculae. — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **7**: 1-28.

MOSTLER H. (1986): Neue Kieselschwämme aus den Zlambachschichten (Obertrias, nördliche Kalkalpen). — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **13**: 331-361.

MOSTLER H. & K. KRAINER (1994): Saturnalide Radiolarien aus dem Langobard der südalpinen Karawanken (Kärnten, Österreich). — Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck **19**: 93-131.

MÜLLER A.H. (1993): Lehrbuch der Paläozoologie. Band II Invertebraten. Teil 1 Protozoa – Mollusca 1, 4. neu bearb., erw. Aufl. — G. Fischer Verl., Jena, Stuttgart.

MÜLLER J. (1855): Ueber die im Hafen von Messina beobachteten Polycystinen. — Mon.ber. Berlin **1855**: 671.

MÜLLER J. (1858): Über die Thalassicolen, Polycystinen und Acanthametren des Mittelmeeres. — Abh. dt. Akad. Wiss. Berlin **1858**: 1-62.

MÜLLER W.E.G. & SCHRÖDER H.C. (1997): Bioaktive Substanzen aus Schwämmen: Gene weisen den Weg bei der Suche nach neuen Arzneimitteln. — Biol. uns. Zeit **27**: 389-398.

MUSCATINE L. & H.M. LENHOFF (Eds.) (1974): Coelenterate biology: Reviews and new perspectives. — Acad. Press, New York.

NEAVE S.A. (Ed.) (1939a): Nomenclator Zoologicus. A list of the names of genera and subgenera in zoology from the tenth edition of LINNAEUS 1758 to the end of 1935. — Zool. Soc. London **I (A-C)**: 1-957.

NEAVE S.A. (Ed.) (1939b): Nomenclator Zoologicus. A list of the names of genera and subgenera in zoology from the tenth edition of LINNAEUS 1758 to the end of 1935. — Zool. Soc. London **II (D-L)**: 1-1025.

NEAVE S.A. (Ed.) (1940a): Nomenclator Zoologicus. A list of the names of genera and subgenera in zoology from the tenth edition of LINNAEUS 1758 to the end of 1935. — Zool. Soc. London **III (M-P)**: 1-1063.

NEAVE S.A. (Ed.) (1940b): Nomenclator Zoologicus. A list of the names of genera and subgenera in zoology from the tenth edition of LINNAEUS 1758 to the end of 1935. — Zool. Soc. London **IV(Q-Z)**: 1-758.

NEAVE S.A. (Ed.) (1950): Nomenclator Zoologicus. Vol. **V** 1936-1945. — Zool. Soc. London: 1-308.

NIGRINI C. & J.P. CAULET (1988): The genus *Anthocyrtidium* (Radiolaria) from the tropical Late Neogene of the Indian and Pacific Oceans. — Micropaleontology (New York) **34**: 341-360.

NIGRINI C. & G. LOMBARI (1984): A guide to miocene Radiolaria. — Cushman Found. Foraminif. Res. Spec. Publ. **22**: s1-s102, N1-N206.

NIGRINI C. & T.C. MOORE (1979): A guide to modern Radiolaria. — Cushman Found. Foraminif. Res. Spec. Publ. **16**: s1-142, N1-106.

NISHIMURA H. (1990): Taxonomic study on Cenozoic Nassellaria (Radiolaria). — Sci. Rep. Inst. Geosci. Univ. Tsukuba Sect. B Geol. Sci. **11**: 69-172.

O'CONNOR B. (1997): New Radiolaria from the Oligocene and early Miocene of Northland, New Zealand. — Micropaleontology (New York) **43**: 63-100.

O'DOGHERTY L. (1994): Biochronology and paleontology of mid-Cretaceous radiolarians from northern Apennines (Italy) and Betic Cordillera (Spain). — Mem. Geol. (Lausanne) **21**: i-xv, 1-413.

O'HARA R.J. (1992): Telling the tree. Narrative representation and the study of evolutionary history. — Biol. Philos. **7**: 135-160.

OEKENTORP-KÜSTER P. (Ed.) (1993): Proceedings of the VI. International Symposium on fossil Cnidaria and Porifera held in Münster, Germany 9.-14. September 1991. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **164**: 1-372.

OEKENTORP-KÜSTER P. (Ed.) (1994): Proceedings of the VI. International Symposium on fossil Cnidaria and Porifera held in Münster, Germany 9.-14. September 1991. Volume 2. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **172**: 1-430.

ORTOLANI G. (1989): The ctenophores: A review. — Acta Embr. Morph. Exp. **10**: 13-31.

OSTWALD W. (1910) Grosse Männer, 3. & 4. Aufl. — Akad. Verl.ges., Leipzig.

OZVOLDOVA J. & P. FAUPL (1993): Radiolarien aus kieseligen Schichtgliedern des Juras der Grestener und Ybbsitzer Klippenzone (Ostalpen: Niederösterreich). — Jb. Geol. Bundesanst. **136/2**: 479-494.

PEJVE A.V., KRASHENINNIKOV V.A., GERBONA V.G. & P.P. TIMOFEEV (Eds.) (1981): Systematics of the evolution and stratigraphic significance of Radiolaria. — Nauka, Moscow.

PENNEY J.T. (1969): Comprehensive revision of a worldwide collection of freshwater sponges (Porifera: Spongillidae). — United States National Museum **272**: 1-98.

PESSAGNO E.A. & C.D. BLOME (1980): Upper Triassic and Jurassic Pantanellinae from California, Oregon and British Columbia. — Micropaleontology (New York) **26**: 225-273.

PESSAGNO E.A., BLOME C.D. & J.F. LONGORIA (1984): A revised radiolarian zonation for the Upper Jurassic of western North America. — Bull. Amer. Paleontol. **87**: 1-51.

PESSAGNO E.A., SIX W. & Q. YANG (1989): The Xiphostylidae HAECKEL and Parvivaccidae, n. fam. (Radiolaria) from the North American Jurassic. — Micropaleontology (New York) **35**: 193-255.

PETERSEN K.W. (1990): Evolution and taxonomy in capitata hydroids and medusae (Cnidaria: Hydrozoa). — Zool. J. Linn. Soc. **100**: 101-231.

PETRUSHEVSKAYA M.G. (1981): Radiolarians of the order Nassellaria of the world's oceans. — Opredeliteli po Faune SSSR **128**: 1-383.

PIRAINO S., BOERO F., BOUILLON J., CORNELIUS P.F.S. & J.M. GILI (Eds.) (1996): Advances in hydrozoan biology. — Scientia marina **60**: 1-243.

PROKSCH P. (1991): Biologisch aktive Naturstoffe in marinen Invertebraten. Chemoökologische Betrachtung am Beispiel von Schwämmen und marinen Nacktschnecken. — Biol. uns. Zeit **21**: 26-30.

PUGH P.R. (1983): Benthic siphonophores: A review of the family Rhodaliidae (Siphonophora, Physonectae). — Phil. Trans. Roy. Soc. London B Biol. Sci. **301**: 165-300.

PUGH P.R. & HARBISON G.R. (1986): New observations on a rare physonet siphonophore, *Lynchagalma utricularia* (CLAUS, 1879). — J. mar. biol. Ass. UK **66**: 695-710.

PULITZER-FINALI G. (1981): Some new of little-known sponges from the Great Barrier Reef of Australia. — Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova **48-49**: 87-141.

RAGAN M.A. (1997): A third kingdom of eukaryotic life: History of an idea. — Arch. Protistenk. **148**: 225-243.

REES W.J. (Ed.) (1966): The Cnidaria and their evolution. — Acad. Press, London.

REITNER J. & K.B. FOLLMI (1991): A new 'deep-water' *Chaetetopsis* species (*Chaetetopsis faovositiformis* n. sp., Demospongiae) from the Plattenwald Bed (Mid-Cretaceous Garschella Formation, Vorarlberg, Austria). — Eclogae Geol. Helvet. **84**: 837-849.

REITNER J. & H. KEUPP (Eds.) (1991): Fossil and recent sponges. — Springer Verl., Berlin.

REMANE A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, 2. Aufl. — Geest & Portig Verl., Leipzig.

RESHETNYAK V.V. & N.P. RUNEVA (1978): Colonial Radiolaria of the family Collosphaeridae in Kamchatka Late Miocene deposits. — Trudy Zool. Inst. **78**: 96-100.

RIDE D.L. & T. YOUNÈS (Eds.) (1986): Biological nomenclature today. A review of the present state and current issues of biological nomenclature of animals, plants, bacteria and viruses. — IUBS Monogr. ser. **2**.

RIEDEL W.R. (1967a): An annotated and indexed bibliography of polycystine Radiolaria. — Scripps Institution of Oceanography: La Jolla, California, U.S.A.

RIEDEL W.R. (1967b): Systematic classification of polycystine Radiolaria. — Rep. SCOR Symposium Micropalaeontol. Cambridge.

RONIEWICZ E. (1989): Triassic scleractinian corals of the Zlambach Beds, northern Calcareous Alps, Austria. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Klasse **126**: 1-152.

RONIEWICZ E. (1995): Upper Triassic solitary corals from the Gosaukamm and other north Alpine regions. — Sber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I **202**: 3-41.

RÜST D. (1885): Beiträge zur Kenntniss der fossilen Radiolarien aus Gesteinen des Jura. — Palaeontographica **31**: 269-321, Taf. 26-45.

SANDMANN J. (1995): Ernst HAECKELS Entwicklungslehre als Teil seiner biologistischen Weltanschauung. — In: ENGELS E.-M. (Hrsg.): Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert. Suhrkamp, Frankfurt a. M., 326-346.

SANFILIPPO A. & W. RIEDEL (1980): A revised generic and suprageneric classification of the artiscins (Radiolaria). — J. Paleontol. **54**: 1008-1011.

SCARLATO O.A. & R.K. LIPMAN (Eds.) (1979): Fossil and recent Radiolaria. — Akad. Nauk SSSR, Leningrad.

SCHÄFER P. (1996a): Cnidaria, Nesseltiere. — In: WESTHEIDE W. & R. RIEGER (Hrsg.): Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York, 145-181.

SCHÄFER P. (1996b): Ctenophora, Rippenquallen. — In: WESTHEIDE W. & R. RIEGER (Hrsg.): Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere.

G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York, 182-187.

SCHÄFER P. & B. SENOWBARI-DARYAN (1978): Neue Korallen (Scleractinia) aus Oberrhät-Riffkalken südlich von Salzburg (nördliche Kalkalpen, Österreich). — Senckenbergiana lethaea **59**: 117-135.

SCHALLER F. (1992): Ist die Wissenschaft noch ein Ganzes? Überlegungen zum Zerfall der Biologie. — Lexikon der Biologie **10**: 511-517.

SCHEWIAKOFF W. (1926): Die Acantharia des Golfes von Neapel. Fauna und Flora. — In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. G. Bardi & R. Friedländer & Sohn, Rom.

SCHIERWATER B. (1994): Die Bedeutung von DNA-Merkmalen für die Analyse phylogenetischer Beziehungen innerhalb der Cnidaria. — Senckenberg-Buch **70**: 435-442.

SCHMEDTJE U. & F. KOHMANN (1992): Bestimmungsschlüssel für die Saprobier-DIN-Arten (Makroorganismen). — Informationsberichte Bayer. Landesamt für Wasserwirtschaft, München **2/88**: 1-274.

SCHMIDT H. (1934): Ernst HAECKEL. Denkmal eines großen Lebens. — Frommannsche Buchhandl. (W. Biedermann), Jena.

SCHMINKE H.K. (1990): Bedeutung und Probleme praxisorientierter Taxonomie. — Verh. Ges. Ökol. **19/II**: 236-244.

SCHMINKE H.K. (1994): Systematik – die vernachlässigte Grundlagenwissenschaft des Naturschutzes. — Natur Museum **124**: 37-45.

SCHMINKE H.K. (1996): Naturkundliche Sammlungen – das vernachlässigte Erbe?. — Spektrum Wiss. **5/96**: 116-119.

SCHMINKE H.K. (1997): Naturschutzarbeit und Biodiversitätsforschung ohne systematische Zoologie. — Biol. uns. Zeit **27**: 340-345.

SCHMITT M. (1986): Fernstudium Naturwissenschaften Evolution der Pflanzen- und Tierwelt: 3 Theoretische Grundlagen der Evolutionsbiologie. — Dt. Inst. Fernstudien, Univ. Tübingen **3**: 1-229.

SCHREIBER B. (1962): Panel on coordination of research projects on radioactivity in the marine environments. — PL 65/5, IAEA, Vienna 21-23 November 1962.

SCHUCHERT P. (1993): Phylogenetic analysis of the Cnidaria. — Z. zool. Syst. Evol.-forsch. **31**: 161-173.

SCHUCHERT P. (1996): The marine fauna of New Zealand: athecate hydroids and their medusae (Cnidaria: Hydrozoa). — N. Zealand Oceanogr. Inst. Memoir **106**: 1-159.

SCHUHMACHER H. (1988): Korallenriffe: Verbreitung, Tierwelt, Ökologie, 3., überarb. Aufl. — BLV, München, Wien, Zürich.

SCHULZE F.E. (1875): Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. 1. Über den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus* HAECKEL. — Z. wiss. Zool. **25**: 247-280, Taf. 18-21.

SCHULZE F.E. (1878): Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. 5. Die Metamorphose von *Sycandra raphanus*. — Z. wiss. Zool. **31**: 261-295, Taf. 18, 19.

SCHULZE F.E. (1907): Die Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden. — Wiss. Ergeb. dt. Tiefsee-Exped. „Valdivia" 1898-1899 **11**: 1-55.

SCHULZE F.E. (1912): Xenophyophora. — Zool. Anz. **39**: 38-43.

SCHWARTZAPFEL J.A. & B.K. HOLDSWORTH (1996): Upper Devonian and Mississipian radiolarian zonation and biostratigraphy of the Woodford. — Cushman Found. Foraminif. Res. Spec. Publ. **33**: 1-275.

SEBENS K.P. (1994): Biodiversity of coral reefs: What are we losing and why? — Amer. Zool. **34**: 115-133.

SENOWBARI-DARYAN B. (1978): Neue Sphinctozoen (segmentierte Kalkschwämme) aus den 'oberrhätischen' Riffkalken der nördlichen Kalkalpen (Hintersee/Salzburg). — Senckenbergiana Lethaea **59**: 205-227.

SENOWBARI-DARYAN B. (1990): Die systematische Stellung der thalamiden Schwämme und ihre Bedeutung in der Erdgeschichte. — Münchn. geowiss. Abh., Reihe A Geol. & Palaeontol. **21**: 1-325.

SENOWBARI-DARYAN B. (1994): *Enoplocoelia? gosaukammensis* – ein neuer thalamider Schwamm aus den obertriadischen Riffkalken des Gosaukammes (Nördliche Kalkalpen, Österreich). — Jb. Geol. Bundesanst. **137**: 669-674.

SENOWBARI-DARYAN B. & W.C. DULLO (1980): *Cryptocoelia wurmi* n. sp., ein Kalkschwamm (Sphinctozoa) aus der Obertrias (Nor) der Gesäuseberge (Obersteiermark/Österrreich). — Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Österr. **26**: 205-211.

SENOWBARI-DARYAN B. & P. RIEDEL (1987): Revision der triadischen Arten von *Solenolmia* POMEL 1872 (= *Dictyocoelia* OTT, 1967) ('Sphinctozoa', Porifera) aus dem alpin-mediterranen Raum. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläontol. hist. Geol. **27**: 5-20.

SENOWBARI-DARYAN B. & P. SCHÄFER (1978): *Folicatena irregularis* n. sp., ein segmentierter Kalkschwamm aus den Oberrhät-Riffkalken der alpinen Trias. — N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. **1978**: 314-320.

SENOWBARI-DARYAN B. & P. SCHÄFER (1979): Neue Kalkschwämme und ein Problematikum (*Radiomura cautica* n. g., n. sp.) aus Oberrhat-Riffen südlich von Salzburg (nördliche Kalkalpen). — Mitt. Österr. Geol. Ges. **70**: 17-42 (1977).

SENOWBARI-DARYAN B. & D. WURM (1994): *Radiocella prima* n. g., n. sp., der erste segmentierte Schwamm mit tetracladinem Skelett aus den Dachstein-Riffkalken (Nor) des Gosaukammes (Nördliche Kalkalpen, Österreich). — Abh. Geol. Bundesanst. (Wien) **50**: 447-452.

SIMPSON G.G. (1961): Principles of animal taxonomy. — Columbia Univ. Press, New York.

SOKAL R.R. & P.H.A. SNEATH (1963): Principles of numerical taxonomy. — Freeman Publ., San Francisco.

SOMMER U. (1996): Algen, Quallen, Wasserfloh: Die Welt des Planktons. — Springer Verl., Berlin, Heidelberg.

STANLEY G.D. (Ed.) (1996): Paleobiology and biology of corals. — Paleonotol. Soc. Pap. **1**: 1-291.

STEBBINS G.L. (1950): Variation and evolution in plants. — Columbia Univ. Press, New York.

STEENE R. (1991): Korallenriffe der Welt. Wunderreiche der Natur. — S. Nagelschmid Verl., Stuttgart.

STEIGER T. (1992): Systematik, Stratigraphie und Palökologie der Radiolarien des Oberjura-Unterkreide-Grenzbereiches im Osterhorn-Tirolikum (Nördliche Kalkalpen, Salzburg und Bayern). — Zitteliana **19**: 3-188.

STEININGER F.F. (Hrsg.) (1997): Biodiversitätsforschung. Ihre Bedeutung für Wissenschaft, Anwendung und Ausbildung. — Kl. Senckenberg-Reihe **26**: 1-67.

STIASNY G. (1922a): Ergebnisse der Nachuntersuchung einiger Rhizostomeen-Typen HAECKEL's und CHUN's aus den zoologischen Museum in Hamburg. — Zool. Mededeelingen **7**: 41-60.

STIASNY G. (1922b): Ergebnisse der Nachuntersuchung einiger Rhizostomeen-Typen HAECKEL's und SCHULTZE's aus der Sammlung des zoologischen Institutes der Universität Jena. — Zool. Mededeelingen **7**: 61-79.

STIASNY G. (1923): Ergebnisse der Nachuntersuchung einiger Rhizostomeen-Typen EHRENBERG's, HAECKEL's und VANHÖFFEN's aus den zoologischen Museen im [sic] Berlin und Königsberg. — Zool. Mededeelingen **7**: 225-252.

STONE I. (1981): Der Schöpfung wunderbare Wege. Das Leben des Charles DARWIN. — Dt. Bücherbund, Stuttgart, München.

SUDHAUS W. & K. REHFELD (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. — G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York.

SVOBODA A. & P.F.S. CORNELIUS (1991): The European and Mediterranean species of *Aglaophenia* (Cnidaria: Hydrozoa). — Zool. Verh. (Leiden) **274**: 1-72.

TAKAHASHI K. (1991): Radiolaria: Flux, ecology, and taxonomy in the Pacific and Atlantic. — Ocean Biocoenosis Series **3**: i-v, 1-303.

TAN-ZHIYUAN & CHEN-MUHONG (1990): Some revisions of Pylonidae. — Chin. J. Oceanol. Limnol. **8**: 109-127.

TENDAL O.S. (1996): Synoptic checklist and bibliography of the Xenophyophorea (Protista), with a zoogeographical survey of the group. — Galathea Report **17** (1995-1996): 79-101

USCHMANN G. (1967): Zur Geschichte der Stammbaum-Darstellungen. — In: GERSCH M. (Hrsg.): Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre, Jena **2**: 9-30.

USCHMANN G. (1984): Ernst HAECKEL. Biographie in Briefen. — Prisma Verl., Gütersloh.

USCHMANN G. (1985): Das Werk Ernst HAECKELS: Voraussetzungen und Bedingtheiten. — In: WILHELMI B. (Hrsg.): Leben und Evolution. Veröff. Friedrich-Schiller-Univ. Jena & G. Fischer Verl., Jena, 32-39.

USCHMANN G. (1986): Nachwort. — In: HAECKEL E.: Das System der Medusen. Erster Teil einer Monographie der Medusen [Nachdruck d. Ausg. G. Fischer, Jena, 1879]. VCH, Weinheim; Deerfield Beach, Florida, unpag. (1-5).

VACELET E. (1985): Coralline sponges and the evolution of Porifera. — In: CONWAY MORRIS et al. (Eds.): The origins and relationships of lower invertebrates. Syst. Assoc. Spec. Vol. **28**: 1-13.

VAN SOEST R. (1996): Porifera, Schwämme. — In: WESTHEIDE W. & R. RIEGER (Hrsg.): Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York, 98-119.

VAN SOEST R.W.M., KEMPEN T.M.G. VAN & J.C. BRAEKMAN (Eds.) (1994): Sponges in time and space. — Balkema, Rotterdam, Brookfield.

VERON J.E.N. (1995): Corals in space and time: The biogeography and evolution of the Scleractinia. — Cornell Univ. Press, Ithaca, London.

VERVOORT W. (1995): Bibliography of Leptolida (non-siphonophoran Hydrozoa, Cnidaria). — Zool. Verh. (Leiden) **301**: 1-436.

VOS L. de, RÜTZLER K., BOURY-ESNAULT N., DONADEY C. & J. VACELET (1991): Atlas of sponge morphology. — Smithsonian Inst. Press, Washington, London.

VOSMAER G.C.J. (1928): Bibliography of sponges 1551-1913. — Univ. Press Cambridge, Cambridge.

WAGENITZ G. (1996): Wörterbuch der Botanik: Morphologie, Anatomie, Taxonomie, Evolution; die Termini in ihrem historischen Zusammenhang. — G. Fischer, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm.

WATANABE Y. & N. FUSETANI (Eds.) (1998): Sponge sciences: Multidisciplinary perspectives. — Springer Verl., Heidelberg.

WEBERLING F. & T. STÜTZEL (1993): Biologische Systematik. Grundlagen und Methoden. — Wiss. Buchges., Darmstadt.

WEISSENFELS N. (1989): Biologie und mikroskopische Anatomie der Süßwasserschwämme (Spongillidae). — G. Fischer Verl., Stuttgart, New York.

WERNER B. (1975): Bau und Lebensgeschichte des Polypen von *Tripedalia cytophora* (Cubozoa, class nov., Carybdeidae) und seine Bedeutung für die Evolution der Cnidaria. — Helgoländer wiss. Meeresunters. **27**: 461-504.

WESENBERG-LUND C. (1939): Biologie der Süsswassertiere. Wirbellose Tiere. — Springer Verl., Wien.

WESTHEIDE W. & R. RIEGER (Hrsg.) (1996): Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. — G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York.

WEVER P. de (1984): Revision des radiolaires mesozoiques de type Saturnalide, proposition d'une nouvelle classification. — Micropaleontologie **27**: 10-19.

WEVER P. de & W. RIEDEL (1978/79): Current radiolarian investigations in Europe. — Annals Soc. Geol. Nord **98/3**: 205-222.

WIDZ D. & P. de WEVER (1993): Nouveaux nassellaires (Radiolaria) des radiolarites jurassiques de la coupe de Szeligowy Potok (zones de Klippes de Pieniny, Carpathes occidentales, Pologne). — Revue Micropaleotnol. **36**: 77-91.

WILLIAMS R.B., CORNELIUS P.F.S., HUGHES R.G. & E.A. ROBSON (Eds.) (1991): Coelenterate biology. Recent research on Cnidaria and Ctenophora. — Developm. Hydrobiol. **66**: 1-742.

WILLIAMSON J.A., FENNER P.J., BURNETT J.W. & J.F. RIFKIN (Eds.) (1996): Venomous and poisonous marine animals: A medical and biological handbook. — Univ. New Youth Wales Press, Sydney.

WILLMANN R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. — P. Parey Verl., Berlin, Hamburg.

WILSON E.O. (1992a): Der Wert der Vielfalt. Die Bedrohung des Artenreichtums und das Überleben des Menschen. — Piper Verl., München, Zürich.

WILSON E.O. (Hrsg.) (1992b): Ende der biologischen Vielfalt? Der Verlust an Arten, Genen und Lebensräumen und die Chancen für eine Umkehr. — Spektrum Akad. Verl., Heidelberg, Berlin, New York.

WINSOR M.P. (1972): A historical consideration of the siphonophores. — Proc. Roy. Soc. Edinb. **73**: 315-323.

YANG Q. & E.A. PESSAGNO (1989): Upper Tithonian Vallupinae (Radiolaria) from the Taman Formation, east central Mexico. — Micropaleontology (New York) **35**: 114-134.

YEH K.Y. (1987): Taxonomic studies of Lower Jurassic Radiolaria from east-central Oregon. — Nat. Mus. Nat. Sci. Spec. Publ. (Taichung) **2**: i-vi, 1-169.

ZIMMERMANN W. (1953): Evolution: Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. — K. Alber Verl., Freiburg, München.

ZITTEL K.A. (1876): Über einige fossile Radiolarien aus der norddeutschen Kreide. — Z. dt. Geol. Ges. **28**: 75-86.

ZWÖLFER H. (1992): Die Bedeutung von Forschungsmuseen und Hochschulforschung für die Faunistik und Systematik der Wirbellosen. — Spixiana Suppl. **17**: 227-233.

Anschrift der Verfasserin:
Dr. Erna AESCHT
OÖ. Landesmuseum
J.-W.-Klein-Str. 73
A-4040 Linz
Austria

Anmerkungen

1 In Zitaten wurde die z. T. altertümlich anmutende Schreibweise unverändert beibehalten; Anmerkungen der Autorin stehen in eckigen Klammern.

2 Der Begriff wurde von HAECKEL (1866a: 30) geschaffen und der Phylogenie (Stammesentwicklung) gegenübergestellt.

3 Der Begriff wurde von HAECKEL (1866a: 30) eingeführt und bedeutet Abstammungsgeschichte, Stammesentwicklung. Stamm (Phylon) definiert HAECKEL (1866a: 28-29) als „die Summe aller Species, welche aus einer und derselben gemeinschaftlichen Stammform allmählich sich entwickelt haben".

4 Der Begriff des Stammbaumes wurde von der Genealogie des Menschen übernommen. Das Grundprinzip von Stammbaum und System stellte DARWIN (1859: 117) in der einzigen Abbildung dar, die seinem Hauptwerk „On the origin of species" beigegeben ist (vgl. WAGENITZ 1996).

5 Die von MÜLLER entwickelten, heute noch gebräuchlichen, Hilfsmittel für Planktonuntersuchungen, wie Schöpfnetze aus äußerst feinmaschiger, sogenannter „MÜLLER-Gaze" gaben der meeresbiologischen Forschung neuen Aufschwung (vgl. KRAUBE 1984: 26).

6 Älterer Ausdruck für einen Zeichenapparat, der die Wiedergabe mikroskopischer Bilder wesentlich erleichtert.

7 Wonach der zuerst in gedruckter Form veröffentlichte Name Vorrang hat vor allen späteren Namen für dasselbe Taxon [= Systematische Einheit beliebigen Ranges; Mehrzahl „Taxa"], die dann zu Synonymen werden.

8 „...largest division of the Sphaerellaria, comprising not less than one hundred and seven genera and six hundred and fifty species. This enormous number ... requires a careful disposition in different families and subfamilies. ... Regarding the number of the concentric shells which compose the latticed carapace..., we can distinguish six families, viz.: ... On the other hand, regarding the number of the radial spines and their regular disposition on the shell-surface, we can distinguish five families, viz... All five latter groups contain representatives of all six former groups; therefore we get together not less than thirty different subfamilies... (HAECKEL 1887a: 51).

9 Interessanterweise wurden vor nicht so langer Zeit „korallen-ähnliche" Schwämme gefunden (VACELET 1985).

10 Bezeichnung älterer, vor allem botanischer Werke, die als Vorläufer einer ausführlichen Darstellung gedacht waren (WAGENITZ 1996).

11 Laut USCHMANN (1986) hielt HAECKEL nicht viel von den neuen Schnitt- und Färbemethoden und hatte schon 1872 an den Zoologen Oscar SCHMIDT (1823-1886) geschrieben, daß man „Leute, die noch mit Zielen und Gesichtspunkten arbeiten", suchen müsse, denn das „Urteil wird jetzt durch Goldchlorid und der Verstand durch Überosmiumsäure ersetzt!!" Ähnliche Urteile findet man auch an anderen Stellen, und über den eigenen Standpunkt heißt es in einem Brief an den Berliner Zoologen Wilhelm PETERS (1815-1883): „Ich bin entsetzlich reactionär geworden und betrachte eine einfache ältere systematische Arbeit als viel verdienstlichere Leistung, im Vergleich zu diesen ‚höheren' modernen Arbeiten".

12 „Der Grundirrthum der meisten Morphologen liegt noch heutigen Tages, ebenso bei anderen allgemeinen Fragen, wie bei der Species-Frage, darin, dass sie glauben, auf rein empirischem Wege und ohne philosophische Verstandes-Operationen, zu allgemeinen Resultaten und zu klaren Begriffsbestimmungen gelangen zu können. ... Wir wiederholen ausdrücklich, dass Empirie ohne Philosophie ebensowenig ‚Wissenschaft' ist, als Philosophie ohne Empirie. Ein Berg von empirischen Tatsachen ohne verbindende Gedanken ist ein wüster Steinhaufen. Ein künstliches System von philosophischen Gedanken ohne die reale Basis der thatsächlichen Erfahrung ist ein Luftschloss. Weder jener, noch dieses ist ein massives wissenschaftliches Lehrgebäude" (HAECKEL 1866b : 329).

13 Interessanterweise sind Wörter, wie „Fachmann", „Spezialist", „Experte" oder „Autorität", nicht zu reden von dem komischen Wort „Koryphäe" erst in der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts aufgekommen (vgl. CHARGAFF 1980: 106).

14 Die zunehmende Differenzierung und Internationalisierung der Wissenschaften kommt bereits bei HAECKEL (1879g: 651) zum Ausdruck, wo er beklagt: „Obgleich ich mich bestrebt habe, die ganze umfangreiche und zerstreute Medusen-Literatur in meiner Monographie möglichst vollständig zu berücksichtigen, so habe ich doch die wenigen Arbeiten, welche nur in russischer und in chinesischer Sprache erschienen sind, davon ausgeschlossen. Ich befinde mich dabei in grundsätzlicher Uebereinstimmung mit fast allen europäischen Zoologen der Gegenwart. Denn bei den ungeheuren und täglich wachsenden Anforderungen, welche das Culturleben der Gegenwart an die Zeit und Arbeitskraft eines Jeden stellt, kann unmöglich neben der Kenntnis von 2 ausgestorbenen und 6 lebenden Sprachen auch noch die Erlernung von 2 anderen Sprachen gefordert werden, die so schwierig und fremdartig sind, wie das Russische und Chinesische".